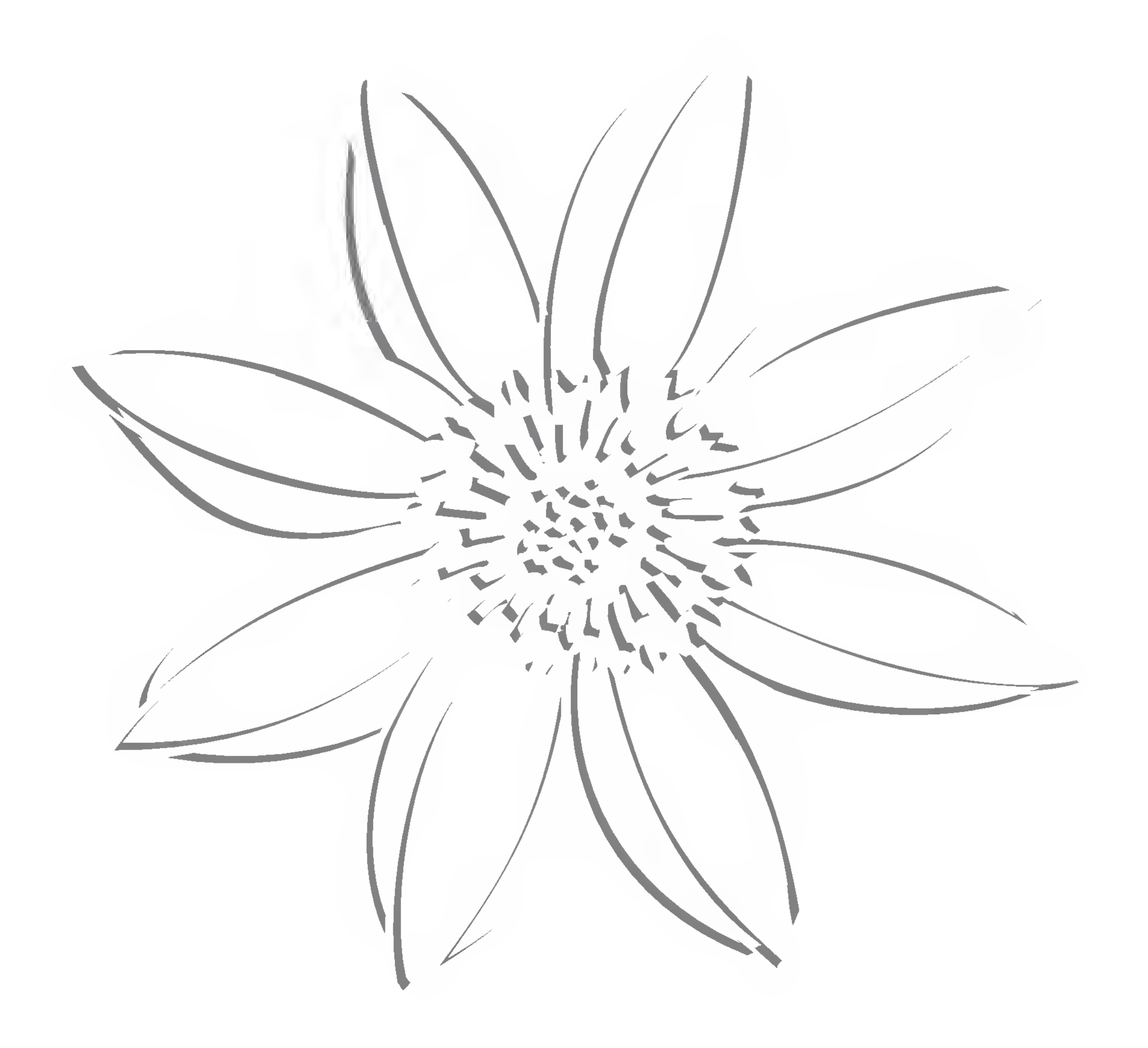
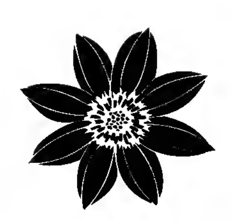
Acta Botanica Mexicana







Acta Botanica Mexicana

Acta Botanica Mexicana (ISSN 0187-7151) es una publicación de Instituto de Ecología, A.C. que aparece cuatro veces al año. Da a conocer trabajos originales e inéditos sobre temas botánicos y en particular los relacionados con plantas mexicanas. Todo artículo que se presente para su publicación deberá dirigirse al Comité Editorial de Acta Botanica Mexicana. Pueden reproducirse sin autorización pequeños fragmentos de texto siempre y cuando se den los créditos correspondientes. La reproducción o traducción de artículos completos requiere el permiso de la institución que edita la revista. Las normas editoriales e instrucciones para los autores pueden consultarse en la página www1.inecol.edu.mx/abm

Acta Botanica Mexicana está actualmente incluida en los siguientes índices y bases de datos de literatura científica: Biological Abstracts, BIOSIS Previews, Dialnet, Índice de Revistas Mexicanas de Investigación Científica y Tecnológica del CONACyT, Journal Citation Reports/Science Edition (con cálculo de factor de impacto), Latindex – Catálogo, RedALyC, SciELO, Science Citation Index Expanded y Scopus.



Este número se publica con apoyo económico de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

NOTA DEL EDITOR

Ya que en nuestra civilización optamos por ser adeptos del sistema decimal para la adecuada comunicación en materia de cálculos, el número 100 no carece de un significado especial, casi mágico para muchas mentes. Con frecuencia lo escogemos para celebrar y no pocas veces para hacer recapitulaciones.

Para conmemorar el centenario de Acta Botanica Mexicana el Instituto de Ecología, A.C. ha dispuesto que la correspondiente sea una entrega especial, para cuya integración se ha invitado expresamente a participar con sus contribuciones a varios botánicos mexicanos con mayor experiencia y representación de las diferentes disciplinas de nuestro campo de actividades. Esperamos que este número de la revista ofrezca una real imagen del actual quehacer botánico en México.

Sirvan estas líneas para reconocer el apoyo que nos han brindado varias instituciones y muchas personas y que ha permitido que Acta Botanica Mexicana pudiera consolidarse y sobrevivir en tiempos tan adversos para la existencia de las revistas científicas de nuestro país.

Agradezco a los autores de los trabajos que nos han preferido, a los árbitros por su desinteresada contribución, substancial para mantener del apropiado nivel de lo publicado, a los miembros del Comité Editorial y del Consejo Editorial Internacional por toda su ayuda, así como a la Imprenta Tavera, de Morelia, Michoacán, y a su personal, que se ha esforzado por cumplir con la puntual entrega y sobre todo con la calidad del trabajo.

El Instituto de Ecología, A. C. y sus sucesivas autoridades, desde 1988 hasta 2012, apoyaron ininterrumpidamente todo lo relacionado con el financiamiento directo e indirecto de la revista. En algunos años el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, ayudó también en forma substancial a sufragar una parte de los gastos de la impresión y de la distribución. El costo de este número 100 nos lo está cubriendo generosamente la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

Doy las gracias también a los colegas y compañeros de trabajo de este Centro del Instituto por la ayuda moral y material recibida en conexión con la publicación y difusión de la revista.

Y no es la primera ni la última vez que debo enfatizar el hecho de que desde su inicio hasta esta fecha el alma de Acta Botanica Mexicana ha sido Rosa María Murillo Martínez. Sin su dedicación, iniciativa, visión, empeño y entusiasmo nunca habríamos llegado a festejar este guarismo.

J. Rzedowski
Pátzcuaro, Mich., julio de 2012.

Acta Botanica Mexicana 100: 1-14 (2012)

EFFECT OF THE SPIDER *PEUCETIA VIRIDANS* (OXYOPIDAE) ON FLORAL VISITORS AND SEED SET OF *CNIDOSCOLUS MULTILOBUS* (EUPHORBIACEAE)

Angélica M. Arango[1,3], Jorge López-Portillo[1], Victor Parra-Tabla[2], Laura T. Hernández-Salazar[4], Jorge E. Morales-Mávil[4] & Victor Rico-Gray[1,5,6]

[1]Instituto de Ecología, A.C., 91070 Xalapa, Veracruz, México.
[2]Universidad Autónoma de Yucatán, 97000 Mérida, Yucatán, México.
[3]Present address: Framboyanes 38, Fracc. Jacarandas, 91637 Las Trancas, Veracruz, México.
[4]Universidad Veracruzana, Instituto de Neuroetología, 91190 Xalapa, Veracruz, México.
[5]Present address: Universidad Veracruzana, Instituto de Neuroetología, 91190 Xalapa, Veracruz, México.
[6]Author for correspondence: vrico@uv.mx, vricogray@yahoo.com

ABSTRACT

We studied the interaction between the plant *Cnidoscolus multilobus*, its floral visitors and the predator spider *Peucetia viridans*. The diet of *P. viridans* was composed exclusively of arthropods (spiders 32%, insects 68%). Body length of prey was 5.9 ± 1.0 mm, and prey size range was 11.0 ± 0.4 mm (i.e. 0.14-1.3 times larger than the spider). Based on feeding frequency and time available for prey capture and feeding, one spider may capture up to 3.9 prey items per day, depending on the time of year. From June to October 1998 we tested the number of floral visits affected by the presence or absence of spiders (visual effect). Four treatments were tested on inflorescences: (1) no spiders, (2) with spider, (3) with modified spider (carapace painted red), and (4) with decoy spider. We found two patterns depending on the response of floral visitors to "invisible" spider treatments (with and no spiders) and "visible" spider treatments (painted and decoy). These patterns were closely associated with the abundance of visitors. Using panicle enclosures, we estimated the effect of spider presence on seed set. In months with lower abundance of floral visitors (June, July and October), panicles without spiders had significantly more seeds than those with spiders. Whereas in August and September, the months with the highest number of floral visitors, there were no significant differences between treatments. Our results suggest that floral visitors were able to recognize visible spiders and

avoid the inflorescences that have them, but were unable to recognize the presence of unpainted *P. viridans*. Since many of those visitors are potential pollinators, spider presence may indirectly decrease seed set by *C. multilobus* on months when floral visitors are less abundant.

Key words: extrafloral nectaries, Mexico, tritrophic systems, Veracruz.

RESUMEN

Estudiamos la interacción entre la planta *Cnidoscolus multilobus*, sus visitantes florales y la araña depredadora *Peucetia viridans*. La dieta de *P. viridans* estuvo compuesta exclusivamente por artrópodos (arañas 32%, insectos 68%). El tamaño del cuerpo de las presas fue de 5.9 ± 1.0 mm, y el ámbito de las presas fue de 11.0 ± 0.4 mm (i.e. 0.14-1.3 más grande que la araña). Basándonos en la frecuencia de alimentación y el tiempo disponible para capturar y alimentarse de las presas, una araña puede capturar hasta 3.9 presas por día, esto dependiendo de la época del año. Entre junio y octubre de 1998 probamos si el número de visitas a las flores era afectado por la presencia/ausencia de la araña (efecto visual). Probamos cuatro tratamientos: (1) sin araña, (2) con araña, (3) con araña modificada (carapacho pintado con rojo), y (4) araña falsa. Encontramos dos patrones dependiendo de la respuesta de los visitantes florales a la araña "invisible" (pintada y falsa). Estos patrones estaban cercanamente asociados con la abundancia de visitantes. Utilizando panículas cubiertas, estimamos el efecto de la presencia de las arañas sobre la producción de semillas. Durante los meses con menos abundancia de visitantes florales (junio, julio y octubre), las panículas sin arañas produjeron significativamente más semillas. Mientras que en agosto y septiembre, los meses con el mayor número de visitantes florales, no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos. Los resultados sugieren que los visitantes florales pudieron evitar aquellas inflorescencias con arañas vivas visibles, pero no les fue posible reconocer a las arañas sin pintura. Ya que muchos visitantes florales son potenciales polinizadores, las arañas podrían indirectamente reducir el número de semillas en *C. multilobus* durante los meses cuando los visitantes florales eran menos abundantes y las arañas no estaban saciadas.

Palabras clave: nectarios extraflorales, México, sistemas tritróficos, Veracruz.

INTRODUCTION

Species-level cascades occur within a subset of a community, such that changes in predator numbers affect the success of a subset of the plant species (Polis, 1999;

Polis et al., 2000; Abdala-Roberts et al., 2010). Spiders are a major component of the predatory fauna, capturing a substantial fraction of insects in lower trophic levels (Wise, 1993). The predatory activity of spiders can potentially reduce the number of herbivorous insects on plants, either by feeding on them or by scaring them off. Some spiders (e.g., jumping spiders) also forage for the floral and extrafloral nectar offered by plants, which in turn may benefit from the presence of spiders (Pollard et al., 1995; Ruhren & Handel, 1999; see also Romero & Vasconcelos-Neto, 2004). Most spiders sit and wait for their prey, but jumping spiders move around and are aggressive (Ruhren & Handel, 1999). Thus spiders may also play a vital role in plant protection by decreasing the number of herbivorous insects, which in turn allows the plant to allocate more resources to reproduction resulting in a higher seed set (Ruhren & Handel, 1999). However, by feeding on flower visitors and decreasing the number of potential pollinators, spiders can simultaneously have an opposite effect on plant fitness and decrease seed set. For example, the activities of the green lynx spider (*Peucetia viridans*, Oxyopidae) benefit the small shrub *Haploppapus venetus* (Asteraceae), since branches with spiders exhibited lower flower head damage (Louda, 1982). The number of pollinated flowers was also less, but the overall net effect of the spider on the plant was positive (Louda, 1982).

The spider *Peucetia viridans* exhibits a close relationship with nectaries (both floral and EFN) from shrubs of the genus *Cnidoscolus* (Euphorbiaceae) (e.g., *C. aconitifolius* and *C. multilobus*) in a large portion of its distribution in Mexico (Arango, 2001; Arango et al., 2000; Parra-Tabla et al., 2003). In the *P. viridans-C. aconitifolius* association, spiders choose plants potentially more attractive to floral visitors, and actively avoid intraspecific competition for territory by selecting isolated plants (Arango et al., 2000). Some populations of *C. aconitifolius* with *P. viridans* and ants exhibit low rates of herbivory, whereas other populations without the spider and ants exhibit high rates of leaf damage by geometrid caterpillars (Lepidoptera: Geometridae) (Arango et al., 2000; Carbajal-Rodríguez, 1998, Parra-Tabla et al., 2003). Different rates of herbivory exert compensatory effects in *C. aconitifolius*, although high rates of herbivory can have a detrimental effect on its leaf growth rate, fruit production, and sexual expression (Parra-Tabla et al., 2003; Parra-Tabla & Herrera, 2010). Female butterflies are able to visually recognize potential egg predators (e.g., ants, Freitas & Oliveira, 1996) and actively choose those sites that were safer for egg-laying, thus decreasing the risk of death for their offspring. In the case of herbivores like geometrid caterpillars, it is "quite possible that adult moths while laying eggs are able to recognize the presence of *P. viridans*, thus caterpillars are absent from these systems". We hypothesize the plant benefits from the presence of

the spider because it prevents egg-laying by potential herbivores, indirectly decreasing herbivory rates. This benefit counteracts the detrimental effect of spiders on seed set due to predation of potential pollinators. Finally, a recent study has established that the effect of predatory spiders can be affected by the activity of other predators, such as ants (Nahas et al., 2012).

Here we describe the tri-trophic level interaction between the plant *Cnidoscolus multilobus*, its floral visitors and the predatory spider *Peucetia viridans*. In particular, we emphasize which organisms comprise the diet of the spider, its daily rate of intake, and if floral visitors perceive the presence of the spiders on the inflorescences. In addition, determine if the presence of spiders affects floral visiting rates of potential pollinators, and how predation of the spider on pollinators affects seed set.

STUDY SITE AND METHODS

Field work was conducted in an area of secondary vegetation 1.5 km Southeast of Las Trancas, near Xalapa, Veracruz, Mexico (19º14'N, 96º19' W, altitude 1300 m). The vegetation is composed of a mixture of secondary species derived from elements of tropical deciduous forest and montane cloud forest, surrounded by sugarcane and coffee plantations (Rzedowski, 1978). The climate is warm subhumid, annual precipitation is ca. 2000 mm, with the main rainy season occurring in summer, and winter precipitation 5-10% of the total rainfall, mean temperature of 20 ºC (maximum 34 ºC, minimum 6 ºC) (Soto & García, 1989).

The green lynx spider (*Peucetia viridans*) is a cursorial hunting spider, foraging by day and night on a wide variety of prey commonly living on wild flowers, grasses, low shrubs or weeds (Brady, 1964; Nyffeler et al. 1987a; 1987b; 1992; Simon, 1980; van Niekerk & Dippenaar-Schoeman, 1994; Vasconcelos-Neto et al. 2006; Weems & Whitcomb, 1977; Whitcomb & Eason, 1967; Whitcomb et al., 1966). It is a dominant polyphagous predatory arthropod, its diet includes several insect orders and spiders (including its own species), and may prey on individuals up to 2.5 times larger than itself (Nyffeler et al., 1987a, 1992). *Peucetia viridans* is considered an annual univoltine species, with a reproductive season between June and September. Oviposition (25-600 eggs) occurrs between September and December, and with hatching and dispersal of juveniles by ballooning in December to March, growth of juveniles takes place between March and June (Arango et al., 2000; Exline & Whitcomb, 1965; Whitcomb & Eason, 1965). In Texas and Florida, *P. viridans* is frequently associated with *Croton capitatus* (Euphorbiaceae), *Gossypium* spp.

(Malvaceae) and *Helianthus* spp. (Asteraceae), where it plays an important role as predator of noxious fauna (Randall, 1982; Simpson, 1995). In Mexico, *P. viridans* is associated with *C. aconitifolius* and *C. multilobus* (Arango, 2001; Arango et al., 2000; Carbajal-Rodríguez, 1998; Parra-Tabla et al., 2003).

We used two sampling methods to estimate the diet of *P. viridans*: (1) using a 7 cm diameter plastic cup, we captured spiders with prey, and released the spiders but preserved the prey in 70% alcohol; and (2) we placed mesh traps close to the ground under spider nests located on *C. multilobus* plants (30 traps per month), and collected all fallen corpses discarded by the spider. In order to exclude ants from stealing the corpses, the bottom of the mesh traps were covered with tanglefoot (The Tanglefoot Co., Grand Rapids, MI, U.S.A.); which was replaced as needed (i.e. when dry or with excess of debris). Cups and traps were visited every 5 days from June to October 1998, and all prey corpses were identified to Order level.

To establish the potential of spiders as predators, we estimated their daily rate of intake as number of prey items per spider per day, which was suggested as the best way to characterize the impact of spiders on the population of prey (Nyffeler et al., 1987a; 1987b). The rate of prey capture of *P. viridans* (*b*) was computed using the method for wolf spiders developed by Edgar (1970) and modified by Nyffeler et al. (1987a; 1987b):

$$b = (T_f \text{ x } \omega) / (T_h \text{ x } 100)$$

where T_f is the proportion of time of day in minutes (min d^{-1}) available for prey capture and feeding in the field, ω is the percentage of spiders with prey in a sample, and T_h is the average handling time (min). Since spider size/age structure is seasonal, prey capture rate was only computed for August, when >90% of the spiders fitted the adult size range (10-24.7 mm). Feeding frequency (ω) and the time available for prey capture and feeding in the field (T_f) were assessed along a 30 m transect from June to October (a 1 h sampling effort per survey). We walked the transect at a slow pace and at different times of the day (0600, 1200, 1800, 2400) during three days, and recorded the number of spiders on *C. multilobus* with and without prey. Handling time (T_h) was defined as the period between the start of an attack and cessation of feeding by a spider, and was estimated in the laboratory using a sample of 20 spiders randomly collected in the study site. We measured the handling time in sub-adult and adult *P. viridans* regardless of gender while feeding each spider with *Apis mellifera* (a common flower visitor and prey) on one day per week for three consecutive weeks.

To test if there was a visual effect of the spiders on the visiting rate of insects to flowers (i.e., if butterflies, bees, wasps or flies can distinguish and avoid spiders), we marked three groups of four plants and considered each group as an experimental block. Plants within each block were at a close-enough distance that allowed for simultaneous observation. By manually removing inflorescence panicles, their number per plant was standardized to avoid differential insect attraction due to different flower number. Four treatments were conducted: (1) without spider, (2) with spiders, (3) with modified spider (carapace painted red to make it evident to the flower visitor), and (4) with decoy spider (breadcrumb painted the same light green as the living spider). We used a four-day period to apply one of the four treatments to every plant in each block (i.e. one day per treatment), so that at the end of the experiment, all treatments had been applied to all plants. The experiment was repeated every month from June to October 1998). We counted floral visitors in each of the three blocks from 11:00 to 13:00 (15 min per block) at each sampling period. We defined a visit as the direct contact of an insect with any flower of the target plant. The analyses were performed using the JMP software suit (SAS) on three blocks of four plants in four days per treatment per month (n = 3x4x4x5 = 960).

To search for differences in seed production in plants with and without spiders, we selected 60 *C. aconitifolius* individuals with comparably similar cover, height and number of panicles. This experiment was conducted once a month from June to October 1998 using the same 60 plants. Two treatments were assigned to these plants: half (n = 30) were plants with spiders present, and the other half without spiders (spiders were removed when they visited). The day prior to observations six virgin panicles (before anthesis) were selected, marked and enclosed with cheese cloth bags. The bags were removed the following day at 06:00 h, leaving the flowers exposed for 24 h, and again bagged until flowers lost receptivity. To avoid damage due to excess humidity, bags were removed when fruits started development then seeds were removed and counted.

A log-linear model was fitted using the GLIM-4 statistical system package (Francis et al., 1993) to test the hypothesis that the median rate of flower visits among treatments varied depending on spider or decoy presence. We used count data and a log-linear model with Poisson link errors, where the change in deviance could be compared directly with χ^2 tables to assess significance (Crawley, 1993). In order to determine differences between months and treatments we used a Tukey HSD test after data were square-root transformed ($\sqrt{(y\text{-}1)}$ (Zar, 1999), verifying for normality and after computing a four-way ANOVA for the visual effect experiment and a

three-way ANOVA for seed production experiments. The results obtained with the ANOVAs were identical to those obtained using GLIM.

RESULTS

The diet of *P. viridans* was composed exclusively of arthropod species (Table 1). Thirty-two per cent of prey items were spiders (of which 4.3% were *P. viridans*). Among the insects recovered (68% of total prey items), the most abundant were Hymenoptera (28.4%), especially *Apis mellifera* (21.1% of total items captured), and Lepidoptera (26.0%), *Prescisevarate zonalis* (5.3% of total items captured). Other insect orders (Diptera, Heteroptera, Neuroptera, Odonata, and Orthoptera) represented less than 15% of the total of prey items recovered.

Individuals of *P. viridans* observed feeding had a mean (± SE) body length (including leg span) of 11.0 ± 0.4 mm (range 8.3-12.7 mm). Early instars of this spider were also found on *C. multilobus* plants, but were not included in the observations. Mean (± SE) body length of prey items was 5.9 ± 1.0 mm (range 1.6-16.5 mm). Thus, prey items of *P. viridans* were from 0.14 to 1.3 times the size of the spider.

The proportions of spiders with prey items at different times of the day suggest that this species mostly feeds during the day and evening (range 0500-2200). On any given observation day, there were less than 15% of the observed spiders feeding,

Table 1. Prey range (%) of the spider *Peucetia viridans* (Oxyopidae) foraging on *Cnidoscolus multilobus* (Euphorbiaceae) (see Methods).

Class	Order	Percent (n)
Insecta	Diptera	4.8(10)
	Heteroptera	4.3(9)
	Hymenoptera	28.4(59)
	Lepidoptera	26.0(54)
	Neuroptera	0.5(1)
	Odonata	1.0(2)
	Orthoptera	2.9(6)
Total Insecta		67.8(141)
Arachnida	Araneae	32.2(67)

but always with at least one individual ingesting a prey item. Based on the values of feeding frequency (ω) and the time available for prey capture and feeding in the field (T_f) (Table 2), one spider may capture a maximum of 2.4 prey items per day in June, 3.9 prey items per day in August and 2.9 prey items/per day in October.

The abundance of floral visitors was significantly associated with treatment and month, and the generalized linear model explained 83% of the total variance (Table 3). Treatment alone explained 60% and month 21% of the total variance; the interaction between these variables explained an additional 2% (Table 3). Also, seeds per panicle were high in August and September because this is the result of pollinations (insect pollinators) in June and July, and indeed in August the insects are satiated, then the number

Table 2. Values of parameters used to obtain the prey capture rate of *Peucetia viridans* in the three months when they were most active. *b*, prey items per spider per day; t_f = proportion of time of day (h d^{-1}) for prey capture and feeding in the field; *w* = spiders with prey in sample (%); t_h = average handling time (min).

Month	t_f	*w*	t_h	*b*
June	17	5.8	25.0	2.38
August	18	9.0	25.0	3.86
October	15	8.0	25.0	2.87

Table 3. Results from the generalized linear model (GLIM) fitted to the data on visual effect (number of floral visitors per treatment). Treatments were: spider present, spider absent, spider with carapace painted red and spider decoy.

Source of variation	χ^2	df	% of deviance	*F*	*P*
Treatment (A)	4448.61	3	56.91	1019.50	< 0.0001
Month (B)	1251.21	4	16.02	151.51	< 0.0001
Site (C)	0.83	3	0.01	0.40	0.7545
Day [month]	30.97	15	0.40	1.42	0.1307
Block [site]	5.48	8	0.07	0.47	0.8768
A x B	734.09	12	9.39	42.06	< 0.0001
A x C	28.99	9	0.37	2.21	0.0192
Error	1316.32	905	16.84		
Total	7816.50	959	100		

of insect visitors declines as well as of spiders as a result of season change. Seed set in October was due to the drop of pollinators and spiders between August and September.

Seed set was significantly associated with treatment and month. The generalized linear model explained 77.1% of the total variance (Fig. 1, Table 4). Month alone explained 65% and the treatment 4% of the total variance; the interaction between these variates explained an additional 8.1% (Table 4). Seed set in months with lower abundance of floral visitors was different, whereas in August and September, the months with the highest number of floral visitors, we found no significant differences between treatments (Tukey HSD, P = 0.992 and 0.066, respectively).

DISCUSSION

Our results show that the diet of *Peucetia viridans* was composed exclusively of arthropods (spiders, hymenopterans and lepidopterans). Most of the two insect groups, were floral visitors, and considered as potential pollinators (e.g., bees rep-

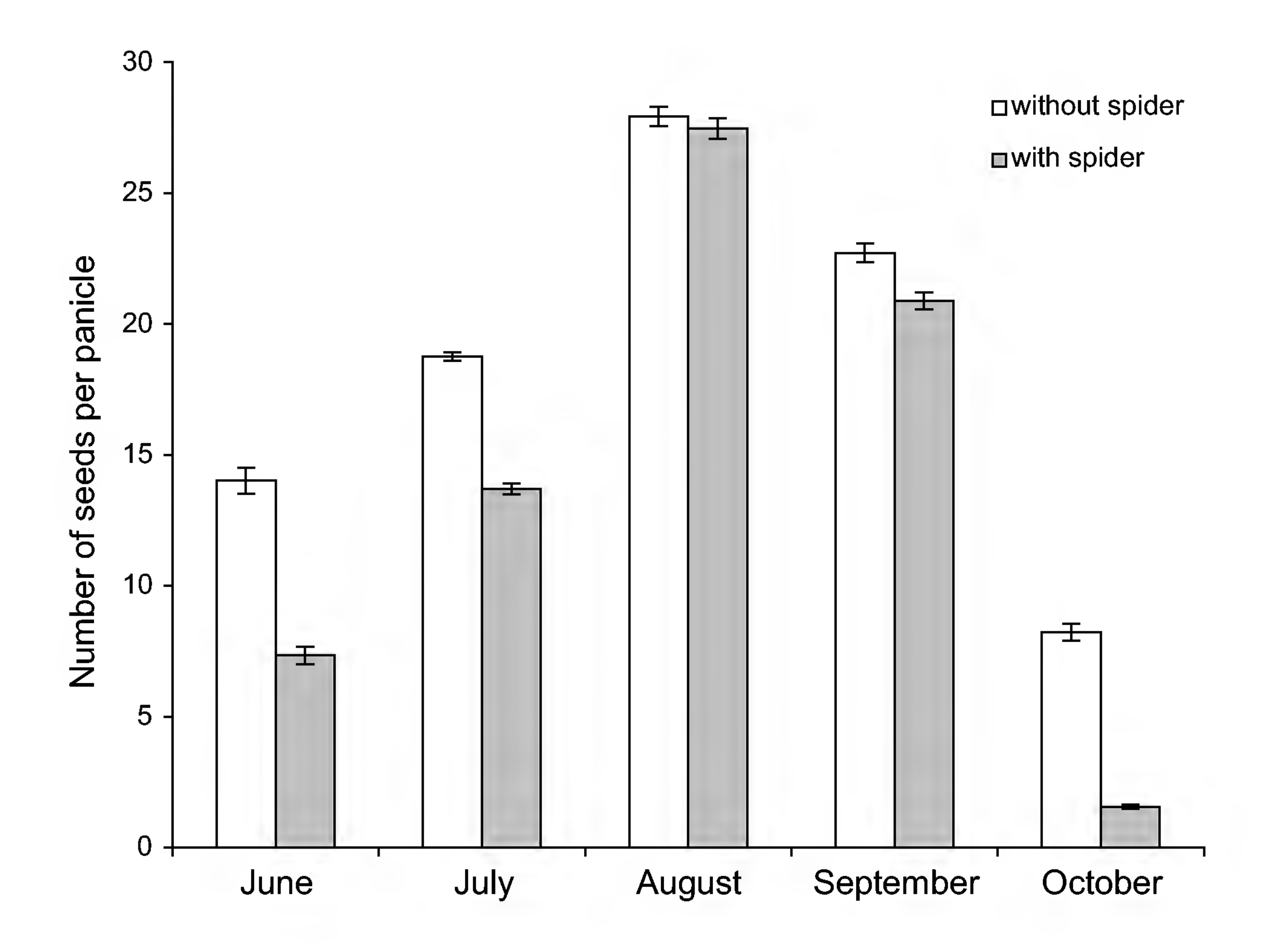


Fig. 1. Seeds per panicle of *Cnidoscolus multilobus* (X ± SE), from June to October. Empty bars = without spider, and shaded bars = with spiders. Vertical lines indicate one SE.

Table 4. Results from the generalized linear models fitted to the data on reproductive success of *C. multilobus* (estimated as number of seeds produced per inflorescence) between treatments with and without spider. NS = non significant.

Source of variation	χ^2	df	% of deviance	*P*
Treatment (A)	474.7	1	4.0	< 0.0001
Month (B)	7742	4	65.0	< 0.0001
Plant		59		
Inflorescence (nested in plant)	95.5	5	0.8	NS
A x B	959.4	4	8.1	< 0.0001
Total	11919	1799	100	

resented 22% of total prey items). This is similar to observations in a Texas cotton field, where pollinating bees attracted to wild flowers and cotton plants during bloom were frequently overpowered by *P. viridans*, and constituted 23% of their prey (Nyffeler et al., 1992). The daily maximum prey capture rate of *P. viridans* (ca. 3 ind/day) is higher than for most studied spiders, which usually feed on 1-1.5 individuals per day. Our observations suggest that the number of spiders with prey is associated with the abundance of floral visitors, and not as a function of time of day, suggesting that *P. viridans*, as is the case for many other spiders, adjusts prey intake depending on differences in food supply (Foelix, 1982; Turnbull, 1962; 1965).

Our results also suggest that prey, when approaching an inflorescence of *C. multilobus*, do not detect the difference between a live spider and the absence of spiders, but do detect and avoid strange objects (red-painted spiders, decoys). Thus, there were more visits to inflorescences with live unpainted spiders or no spiders, and less to inflorescences with painted spiders or decoys. Results suggest that at the beginning of the cycle in June (or maybe late in May) the number of spiders is low (insect visitors high), reach a peak and decline. So, low number of spiders, more seed set at the beginning and end of the season. It may be worth considering that possibly painted spiders and decoys may have little or no effect on seed set. The body color and hairy legs of *P. viridans* mimic the surrounding vegetation when stalking within the base of the panicle or among the floral pedicels, which are also bright-green and covered with hairs. Many spiders, including *P. viridans*, have the ability to change their body color as a response to substrate color (Gertsch, 1949; Neck, 1978; Théry & Casas, 2002). The use of color signals varies greatly, and is usually associated with the diversity of rewards (Willson, 1983). Bees and butterflies are in general reported

unable to distinguish red (Borror et al., 1981) or shades of green (Neck, 1978), and thus *P. viridans*. On the other hand, it has been hypothesized that red marks on the spider body absorb certain wavelengths making them invisible to insects, although they may function as a warning or deterrent device for predators of the spider, like birds and other vertebrates (Hinton, 1976; Neck, 1978).

The predatory activity of *Peucetia viridans* on the floral visitors of *Cnidoscolus multilobus* indirectly decreased its seed set; *C. multilobus* individuals without spiders exhibited a significantly higher seed set than plants with spiders. Seed set differed between plants with and without spiders in months with lower abundance of floral visitors, whereas in August, the month with the highest number of floral visitors, we found no significant differences between treatments. Probably the latter is the effect of spider satiation due to prey abundance consequently pollination was not affected in the month of peak pollinator visitation. Similarly, inflorescences of *Haploppapus venetus* (Asteraceae) inhabited by *P. viridans* produced fewer seeds than inflorescences in plants without spiders (Louda, 1982, see also Gonçalves-Souza et al. 2008). Moreover, the viability of seeds from plants with spiders increased 17%, suggesting a positive net effect for the plant between the detrimental effect of spider predation on flower visitors and the beneficial effect of spider interference or predation on seed predators (Gonçalves-Souza et al., 2008; Louda, 1982). However, Louda (1982) used the tallest flowering branch for her study, and our results for *Cnidoscolus aconitifolius* have shown that *P. viridans* selects the most suitable places to hunt (e.g., the most attractive inflorescence for pollinators, Arango et al., 2000), which is not necessarily the tallest inflorescence, so a comparison should be conducted between inflorescences of different characteristics in order to assess the effect of the spider on a plant individual.

Even though we did not evaluate the effect of spiders on herbivore activity, which may balance their detrimental effect on pollination and seed set, it is clear that predators of flower visitors in general, such as spiders, can influence plant fitness by determining the balance between pollination and seed predation by insects (Louda, 1982). Moreover, we found spiders with pollen on their body, so they may affect limited pollination and somehow balance their detrimental effect on potential pollinators. On the other hand, it has been reported that spiders feed on pollen to complement their diet, and some species feed on it exclusively (Nyffeler et al., 1994). To fully comprehend this system and to evaluate the effect of changes in predator numbers on the success of the plant ('species-level cascade', Polis, 1999; Polis et al., 2000), future studies should consider the effect of spiders on herbivores and their potential role as pollinators.

ACKNOWLEDGMENTS

We appreciate the help of A. Capistrán, and the suggestions by M. L. Jiménez, L. Cervantes and J. G. Palacios-Vargas. Field work was supported in part by CONACYT (95-0137 to VRG) and Instituto de Ecología, A. C. (902-16), AMA was supported by a CONACYT (90679) graduate student scholarship.

LITERATURE CITED

Abdala-Roberts, L., V. Parra-Tabla, C. Díaz-Castelazo, L. Salinas-Peba & G. H. Delfín. 2010. Spatial variation in the strength of a trophic cascade involving *Ruellia nudiflora* (Acanthaceae), an insect seed predator and associated parasitoid fauna in Mexico. Biotropica 42: 180-187.

Arango, A. M. 2001. Ecología de *Peucetia viridans* (Araneae: Oxyopidae) y sus interacciones con *Cnidoscolus aconitifolius* (Euphorbiaceae). Ph.D. Dissertation. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, México. 96 pp.

Arango, A. M., V. Rico-Gray & V. Parra-Tabla. 2000. Population structure, seasonality, and habitat use by the green lynx spider *Peucetia viridans* (Oxyopidae) inhabiting *Cnidoscolus aconitifolius* (Euphorbiaceae). J. Arachnol. 28: 185-194.

Borror, D. J., D. M. DeLong & C. A. Triplehorn. 1981. An introduction to the study of insects. Saunders College Publishing. Philadelphia, USA. 827 pp.

Brady, A. R. 1964. The lynx spiders of North America, north of Mexico (Araneae, Oxyopidae). Bull. Mus. Comp. Zool. 131: 506-518.

Carbajal-Rodríguez, M. 1998. Biología reproductiva y efectos de la hebivoría foliar en la expresión sexual y el éxito reproductivo en la planta ginomonóica *Cnidoscolus aconitifolius* (Mill.) I. M. Johnstone (Euphorbiaceae). B.Sc. thesis. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, México. 44 pp.

Crawley, M. J. 1993. GLIM for ecologists. Blackwell Scientific Publications. Oxford, UK. 379 pp.

Edgar, W. D. 1970. Prey and feeding behaviour of adult females of the wolf spider *Pardosa amentata* (Clerk). Netherlands J. Zool. 20: 487-491.

Exline, H. & W. H. Whitcomb. 1965. Clarification of the mating procedure of *Peucetia viridans* (Araneidae: Oxyopidae) by a microscopic examination of the epigynal plug. Florida Entomol. 48: 169-171.

Foelix, R. 1982. Biology of spiders. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts, USA. 274 pp.

Francis, B., M. Green & C. Payn (eds.). 1993. The GLIM system, release 4 manual. Clarendon Press. Oxford, UK. 821 pp.

Freitas, A. V. L. & P. S. Oliveira. 1996. Ants as selective agents on herbivore biology: effects on the behaviour of a non-myrmecophilous butterfly. J. An. Ecol. 65: 205-210.

Gertsch, W. J. 1949. American spiders. D. van Nostrand Co. Inc., New Jersey, USA. 274 pp.

Gonçalves-Souza, T., P. M. Omena, J. C. Souza & G. Q. Romero. 2008. Trait-mediated effects on flowers: artificial spiders deceive pollinators and decrease plant fitness. Ecology 89: 2407-2413.

Hinton, H. E. 1976. Possible significance of the red patches of the female crab spider, *Misumena vatia*. J. Zool. 180: 35-39.

Louda, S. M. 1982. Inflorescence spiders: a cost/benefit analysis for the host plant, *Haplopappus venetus* Blake (Asteraceae). Oecologia 55: 185-191.

Nahas, L., M. O. Gonzaga & K. del Claro. 2012. Emergent impacts of ant and spider interactions: herbivory reduction in savanna tree. Biotropica 44: in press (doi: 10.1111/j.1744-7429.2011.00850.x).

Neck, R. W. 1978. Reddish coloration in a green spider: evolutionary origin and subsequent adaptation. J. Zool. 184: 267-269.

Nyffeler, M., D. A. Dean & W. L. Sterling. 1987a. Evaluation of the importance of the striped lynx spider, *Oxyopes salticus* (Araneae: Oxyopidae), as a predator in Texas cotton. Department of Entomology, Texas A&M University. College Station, Texas, USA. pp. 1114-1123.

Nyffeler, M., D. A. Dean & W. L. Sterling. 1987b. Predation by green lynx spider, *Peucetia viridans* (Araneae: Oxyopidae), inhabiting cotton and woolly *Croton* plants in east Texas. Environ. Entomol. 16: 355-359.

Nyffeler, M., D. A. Dean & W. L. Sterling. 1992. Diets, feeding specialization, and predatory role of two lynx spiders, *Oxyopes salticus* and *Peucetia viridans* (Araneae, Oxyopidae), in a Texas cotton agroecosystem. Environ. Entomol. 21: 1457-1465.

Nyffeler, M., W. L. Sterling & D. A. Dean. 1994. How spiders make a living. Environ. Entomol. 23: 1357-1367.

Parra-Tabla, V. & C. M. Herrera. 2010. Spatially inconstant direct and indirect effects of herbivory on floral traits and pollination success in a tropical shrub. Oikos 119: 1344-1354.

Parra-Tabla, V., V. Rico-Gray & M. Carbajal. 2003. Effect of herbivory on leaf growth, sexual expression and reproductive success of *Cnidoscolus aconitifolius* (Euphorbiaceae). Plant Ecol. 173: 153-160.

Polis, G. A. 1999. Why are parts of the world green? Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. Oikos 86: 3-15.

Polis, G. A., A. L. W. Sears, G. R. Huxel, D. R. Strong & J. Maron. 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade? Trends Ecol. Evol. Syst. 15: 473-475.

Pollard, S. D., M. W. Beck & G. N. Dodson. 1995. Why do male crab spiders drink nectar? An. Behav. 49: 1443-1448.

Randall, J. B. 1982. Prey records of the green lynx spider, *Peucetia viridans* (Hentz) (Araneae, Oxyopidae). J. Arachnol. 10: 19-22.

Romero, G. Q. & J. Vasconcelos-Neto. 2004. Beneficial effects of flower-dwelling predators on their host plant. Ecology 85: 446-457.

Ruhren, S. & S. N. Handel. 1999. Jumping spiders (Salticiade) enhance the seed production of a plant with extrafloral nectaries. Oecologia 119: 227-230.

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa. México, D.F., México. 432 pp.
Simon, E. 1980. Études arachnologiques 22e Mémoire. 34 étude sur les Arachnides de'l Yemen. Ann. Soc. Entomol. France (Ser. 6)10: 77-124.
Simpson, M. R. 1995. Covariation of spider egg and clutch size: the influence of foraging and parental care. Ecology 76: 795-800.
Soto, M. & E. García. 1989. Atlas climático del estado de Veracruz. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa,Veracurz, México. 125 pp.
Théry, M. & J. Casas. 2002. Predator and prey views of spider camouflage. Nature 415: 133.
Turnbull, A. L. 1962. Quantitative studies of the food of *Linyphia triangularis* Clerck (Araneae: Linyphidae). Can. Entomol. 94: 1233-1249.
Turnbull, A. L. 1965. Effects of prey abundance on the development of the spider *Agelenopsis potteri* (Blackwell) (Araneae:Agelenidae). Can. Entomol. 97: 141-147.
Van Niekerk, P. & A. S. Dippenaar-Schoeman. 1994. A revision of the Afrotropical species of *Peucetia* (Araneae: Oxyopidae). Entomology Memoir 89: 1-50.
Vasconcelos-Neto, J., G. Q. Romero, A. J. Santos & A. Dippenaar-Schoeman. 2006. Associations of spiders of the genus *Peucetia* (Oxyopidae) with plants bearing glandular hairs. Biotropica 39: 221-226.
Weems, H. V. & W. H. Whitcomb. 1977. The green lynx spider, *Peucetia viridans* (Hentz) (Araneae: Oxyopidae). Entomology Circular No 181, Department of Agriculture and Consumer Services. Florida, USA. 4 pp.
Whitcomb, W. H. & R. Eason. 1965. The matting behavior of *Peucetia viridans* (Araneidae: Oxyopidae). Florida Entomol. 48: 163-167.
Whitcomb, W. H. & R. Eason. 1967. Life history and predatory importance of the striped lynx spider (Araneidae: Oxyopidae). Proc. Arkansas Acad. Sci. 21: 54-59.
Whitcomb, W. H., M. Hite & R. Eason. 1966. Life history of the green lynx spider *Peucetia viridans* (Araneae: Oxyopidae). J. Kansas Entomol. Soc. 39: 259-267.
Willson, M. F. 1983. Plant reproductive ecology. John Wiley and Sons. New York, USA. 282 pp.
Wise, D. H. 1993. Spiders in ecological webs. Cambridge University Press. New York, USA. 328 pp.
Zar, J. H. 1999. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Inc., Upper Saddle River, New Jersey, USA. 663 pp.

Recibido en enero de 2012.

Aceptado en marzo de 2012.

Acta Botanica Mexicana 100: 15-40 (2012)

EL GÉNERO *MUELLERA* L. f. EN MESOAMÉRICA Y NORTE DE SUDAMÉRICA

Mario Sousa S.[1] y Solange Sotuyo

Universidad Nacional Autónoma de México,
Instituto de Biología, Apdo. postal 70-367,
04510 México, D.F., México.
[1]Autor para la correspondencia: sousa@unam.mx

RESUMEN

Se realizó un análisis filogenético preliminar, con secuencias de los espaciadores internos transcritos del rDNA (nrITS) nrITS, apoyando la ubicación de *Muellera* como entidad monofilética, hermana del género *Dahlstedtia*, siendo ambos grupos hermanos de *Lonchocarpus*. Se estudiaron 13 especies de *Muellera* de Mesoamérica y norte de Sudamérica; se hacen tres cambios nomenclaturales de *Lonchocarpus* a *Muellera*; se describen tres especies nuevas para la ciencia: *Muellera amazonica*, *M. burkartii* y *M. chocoensis*. Además se describen e ilustran a *M. frutescens*, *M. tubicalyx* y *M. unifoliolata* y se presenta una clave dicotómica para contrastar las diferencias entre los componentes reconocidos del género.

Palabras clave: Leguminosae, *Lonchocarpus*, Mesoamérica, *Muellera*, norte de Sudamérica, sistemática molecular.

ABSTRACT

A preliminary phylogenetic analysis with nuclear ribosomal internal transcriber spacers (nrITS) sequence supports *Muellera* as a monophyletic group, sister of the genus *Dahlstedtia*, both groups sisters of *Lonchocarpus*. Thirteen species of *Muellera* from Mesoamerica and north of South America were studied. The nomenclature of *Lonchocarpus* to *Muellera* underwent three changes. Three new species are described to science: *Muellera amazonica*, *M. burkartii* and *M. chocoensis*. *M. frutescens*, *M. tubicalyx* and *M. unifoliolata* are also described and illustrated. A dichotomous key is presented to compare the differences between species.

Key words: Leguminosae, *Lonchocarpus*, Mesoamerica, *Muellera*, North of South America, molecular systematic.

Muellera fue creado por C. von Linné f. (1781 [1782]) y Burkart (1952, 1969) lo caracterizó diferenciándolo de *Lonchocarpus* por su "fruto toruloso con pericarpio grueso y por las anteras elípticas-apiculadas, con algunos pelos"; Sousa y Peña de Sousa (1981) y Sousa (1993, 2005 y 2009) han apoyado su reconocimiento como género aparte de *Lonchocarpus* y caracterizado morfológicamente.

Geesink (1984) consideró a *Muellera* como un grupo de (3 a 4) especies perteneciente al género *Lonchocarpu*s sect. *Punctati* Benth.; opinión que han compartido en parte Teixeira et al. (2000) y Silva y Tozzi (2008), principalmente en función de la presencia o ausencia de glándulas translúcido punteadas en sus folíolos. Por otro lado, recientemente Silva et al. (2010) incluyeron sólo a las especies sin glándulas translúcidas de la sect. *Laxiflori* Benth., la cual creó Bentham (1860) como un grupo de *Lonchocarpus*; a la vez Bentham reconoció a *Muellera* como género aparte y lo distinguió por su legumbre moniliforme. Bentham incluyó a dos especies, *M. moniliformis* L.f. [*M. frutescens* (Aubl.) Standl.] y *M. mexicana* (Zuccarini) Benth., esta última basada en *Cyanobotrys mexicana* Zuccarini, género y especie propuesto con elementos heterogéneos, de los cuales Sousa (2009) designó el material con hojas, inflorescencia y flores para lectotopificar el nombre y lo ubicó en sinonimia de una especie de *Lonchocarpus* [*L. longistylus* Pittier]. (El binomio *L. mexicanus* corresponde a una planta distinta). Silva et al. (2010) definen la sect. *Punctati* Benth. en forma diferente y más estrecha incluyendo al grupo alrededor de *Lonchocarpus subglaucescens* Mart. ex Benth. cuyos componentes poseen glándulas tanslúcido punteadas en sus hojas; a su vez a las especies sin tales glándulas las ubican en la sección *Laxiflori*. En la disposición que aquí se propone se reúnen en *Muellera* los árboles o arbustos con arreglo dístico sólo en los brotes jóvenes y helicoidal en las ramas leñosas, las flores en panícula, incluyendo a plantas de hojas punteadas y epunteadas, que en nuestro trabajo forman un clado con el género *Dahlstedtia* (véase Fig. 7). Por otro lado Sousa (2009) circunscribió a la sect. *Punctati* Benth. alrededor de *Lonchocarpus violaceus* Benth. [*L. punctatus* Kunth], que se caracteriza por sus hojas con arreglo marcadamente dístico, tanto en los brotes jóvenes como en las ramas ya con leño, glándulas punteado a lineolado translúcidas en sus foliolos y flores; bractéolas frecuentemente escariosas, distantes a la base del cáliz; flores en unidades bifloras; estandarte cuya lámina presenta aurículas y abaxialmente callos. Esta sección comprende alrededor de 27 especies.

Muellera L. f., nom. cons.

Suppl. Pl.: 53, 329. 1781 [1782]. Especie tipo: *Muellera moniliformis* L. f. [= *M. frutescens* (Aubl.) Standl. (*Coublandia frutescens* Aubl.)].

Arbustos a árboles; corteza interior sin fluido resinoso al corte; tallos sólidos, con frecuencia en brotes cortos y largos, los cortos frecuentemente cicatricosos. Hojas con arreglo dístico más marcadamente en los brotes cortos; estípulas frecuentemente orbiculares a oblatas y cubriendo las yemas foliíferas, pero también triangulares, sin cubrir completamente a las yemas en ocasiones pequeñas e inconspicuas; hojas imparipinnadas, con los folíolos opuestos, rara vez unifolioladas, los foliolos sin estipelas, frecuentemente glabros en el haz o algo pelosos y regularmente papilosos en el envés y bicolores, punteados o epunteados. Inflorescencias axilares, simples, paucifloras y laxas; pedúnculos florales generalmente ausentes, las flores pediceladas geminadas sobre el raquis floral primario; bractéolas lineares a oblongas, opuestas a alternas, distantes a cercanas al cáliz (aparentemente ausentes en *M. lutea*); cáliz algo giboso en la base vexilar, brevidentado, en ocasiones con el diente carinal más largo que los otros y cubriendo el ápice del botón; corola lila a violeta o en ocasiones amarilla, punteada o epunteada; lámina del estandarte cuneiforme en la base resolviéndose en la uña, cara abaxial sin aurículas, generalmente sin callos, pero frecuentemente con un canalículo vertical bordeado por dos pliegues que van del centro o de la base de la lámina, prolongándose en la uña; tubo estaminal generalmente libre en la base y formando dos fenestras (seudomonadelfo), sin callosidades en los bordes o en ocasiones diadelfo, las anteras uniformes, con frecuencia con pelosidad canescente pilósula sobre el conectivo y ápice del filamento; estilo g1abro; estigma terminal capitado. Legumbres indehiscentes, generalmente aplanadas, elípticas a oblongas, en ocasiones cortamente falcadas y rara vez moniliformes; semillas reniformes, con la testa lisa o en ocasiones crasa, aplanadas a esféricas a cilíndricas, con la testa quebradiza que se arruga (al secarse), el hilo lateral. Plántulas (sólo conocidas en *Muellera frutescens* y *M. unifoliolata*) con los cotiledones hipogeos, crasos; eófilos l-foliolados, opuestos.

1. **Muellera amazonica** M. Sousa, sp. nov. Tipo: Perú. Loreto, Río Samaría near mouth, 4°40' S, 79°28' W, 6 Aug. 1982. *A. Gentry, F. Ayala, R. Vázquez y G. Crillo 38165* (holotipo: MO!; isotipos: F!, MEXU!, NY!, US!). Fig. 1.

Nombre común: anil da Beira (Brasil).

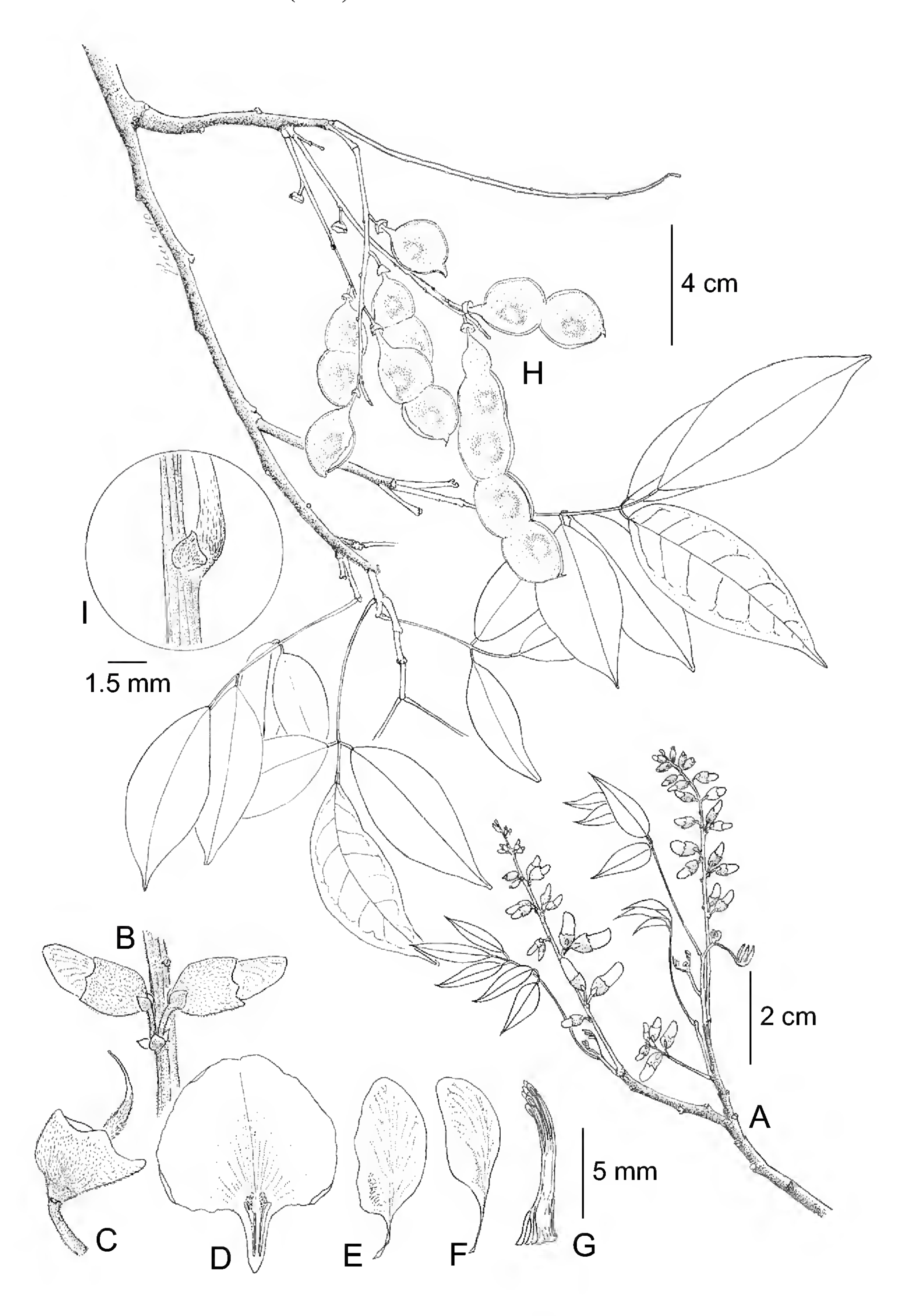


Fig. 1. *Muellera amazonica* M. Sousa. A. rama con hojas inmaduras e inflorescencias; B. unidad geminada, mostrando botones florales, bractéolas y brácteas florales; C. cáliz y gineceo; D. estandarte cara abaxial; E. ala; F. pétalo de la quilla; G. tubo estaminal; H. rama con hojas e infrutescencias; I. estípula. Rama con hojas inmaduras, inflorescencias, botones florales, cáliz y corola, tomados de *A. Gentry et al. 38165* (F); tubo estaminal y estípula tomados de *Graham y Schunke 491* (NY); ramas con hojas maduras e infrutescencias, tomados de *Graham y Schunke 330* (NY).

Arbor usque ad 20 m alta, caducifolia, rami moderate canescenti-sericei, postice glabri. Folia 5-foliolata, foliolis lanceolatis vel anguste lanceolatis, apice acuminato vel longe acuminato, supra glabris, translucido-punctatis, nervis lateralibus 11-13 paribus. Inflorescentiae 4.5-11 cm longae, pedunculi florales admodum deminuti usque ad 1 mm longi, robusti, pedicelli geminati 2.5-4.5 mm longi, tenues, bracteolae 1-2.1 mm longae, ovatae vel ligulatae, calyx moderate canescenti-sericeus fundo atropurpureo; vexillum 9-10 mm latum, cuneiforme basi in ungue resolvens; ovarium (8)9-ovulatum. Legumen ellipticum vel oblongum, fere glabrum, coriaceum, margine vexillari 2-nervato per totam longitudinem anguste sulcato.

Árboles 6-13(-20) m de alto, caducifolios; ramas moderadamente canescente seríceas, posteriormente glabras. Estípulas ca. 1 mm de largo, ovadas, canescentes seríceas, cubriendo parcialmente las yemas foliíferas, pronto caducas; pecíolo 2.5-3.6 cm de largo, acostillado con un canaliculo adaxial poco pronunciado. Hojas 5-folioladas, los folíolos 4.5-7 cm de largo, 1.7-2.2 cm de ancho, lanceolados a angostamente lanceolados, el ápice acuminado a largamente acuminado, el haz glabro, el envés esparcidamente canescente, papiloso, ligeramente bicolor, cartáceos a subcoriáceos, puberulentos, translúcido punteados, nervadura primaria y secundarias poco realzadas en el envés, nervaduras laterales 11-13 pares. Inflorescencias 4.5-11 cm de largo, simples, erectas, las flores moderadamente esparcidas en el raquis de la inflorescencia; pedunculadas, el pedúnculo 1-1.8 cm de largo; floración precoz; pedúnculos florales muy reducidos, hasta 1 mm de largo, robustos; pedicelos geminados 2.5-4.5 mm de largo, esbeltos; bractéolas 1-2.1 mm de largo, ovadas, liguladas y en ocasiones lineares, opuestas en la base del cáliz a distantes de él; cáliz 3.5-4 mm de largo, ligeramente giboso en la base vexilar, brevemente dentado, esparcida a moderadamente canescente seríceo con un fondo atropurpúreo; corola violeta, morada, azul, glabra, translúcido líneolada; lámina del estandarte 9-10 mm de ancho, cuneiforme en la base resolviéndose en la uña, con aurículas poco desarrolladas, sin callos, con un canal vertical bordeado por dos pliegues que se prolongan a la uña, la uña ca. 4.5 mm de largo; ovario (8)9-ovulado. Legumbre 3.6-8.5 cm de largo, 1.6-1.8 cm de ancho, elíptica cuando una semilla, oblongo constricta cuando 2 o más semillas, aplanada, indehiscente, glabra excepto esparcidamente canescente serícea en la base, opaca con moteado irregular pardo, coriácea, el estípite no bien definido, el margen vexilar 2-nervado con un angosto surco a todo lo largo, el margen carinal aquillado; semillas (solo inmaduras) 1-5, reniformes, con el hilo lateral, con la testa lisa de color claro.

Distribución, hábitat, fenología: habita la cuenca alta del Río Amazonas, Colombia, Brasil y Perú, es de esperarse en Ecuador y Bolivia. En altitudes 90-150 m. La floración se presenta de finales de julio a finales de diciembre; la fructificación en noviembre.

Etimología. Esta especie es sólo conocida de la cuenca alta del Río Amazonas y el epíteto específico lo subraya.

Material adicional examinado: COLOMBIA: **Amazonas**: Loretuyacu River, Trapecio amazónico, *R.E. Schultes 6723* (US). PERÚ: **Loreto**: margen R. Ucayali, Caño Iricahua, provincia Reguena, *F. Encarnación 26484* (MO, NY, US). Maynas, comunidad de Pucallpa, *M. Rimachi Y. 8883* (F, MO, NY, US). **Uyacali**: Coronel Portillo, orilla del Lago Yarinacucha, 8°21' S, 74°34' 0, distrito Yarinacucha, *J. Graham y J. Chunka Vigo 330* (MEXU, NY), 491 (NY). BRASIL: **Amazonas**: Rio Japurá, municipio Maraã, *I.L. Amaral, C.A. Cid., J. Guedes y J. Lima 360* (MEXU). **Pará**: Rio Cuparí, Ingatubinha, entre Flexal e Sâo Raimundo, *G.A. Black 47-2.141* (US).

2. **Muellera broadwayi** (Urb.) M. Sousa, comb. nov. Basónimo: *Lonchocarpus broadwayi* Urb., Symb. Antill. 5(3): 366. 1908. Tipo: Grenada. St. George. *W.E. Broadway 1753* (lectotipo, aquí designado: NY!; isolectotipo: GH!).

Lonchocarpus sanctaemarthae Pittier, Contr. U.S. Natl. Herb. 20: 93. 1917. Tipo: Colombia. Cordillera de Santa Martha, near Mamatoca, *H.H. Smith 107* (holotipo: US!; isotipos: A!, BR!, DUKE!, GH!, K!, MEXU!, NY!, TEX-LL!, VT!), syn. nov.

Muellera sanctaemarthae (Pittier) M.J.Silva et A.M.G. Azevedo, Taxon 61(1): 104. 2012. Syn. nov.

Lonchocarpus stenurus Pittier, Arb. Arbus. Venez. 6/8: 102. 1927. Tipo: Venezuela. Cerca de Barquisimato, bosque de macuto. *J. Saer 139* (holotipo: US!), syn. nov.

3. **Muellera burkartii** M. Sousa, sp. nov. Tipo: Colombia. Cesar, between La Paz and Manaure, ca. km 5, 10°30' N, 72°55' W, 10 Mar. 1993, *A. Gentry y H. Cuadros 79181* (holotipo: MO!). Fig. 2.

Nombre común: macurutú (Colombia).

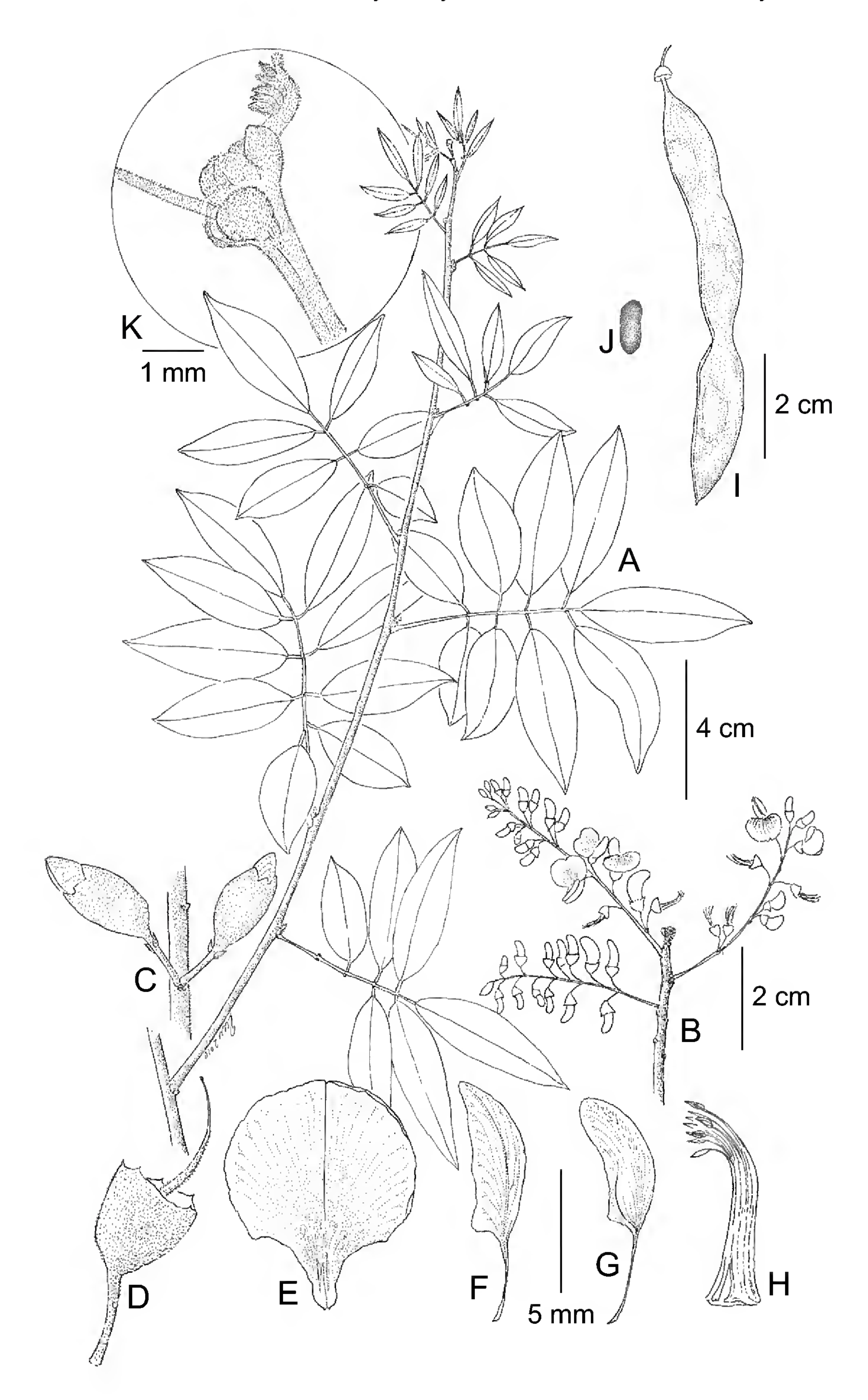


Fig. 2. *Muellera burkartii* M. Sousa. A. rama con hojas maduras; B. rama con inflorescencia aun sin hojas; C. unidad geminada, mostrando botones florales y bractéolas; D. cáliz y gineceo; E. estandarte, la cara abaxial; F. ala; G. pétalo de la quilla; H. tubo estaminal; I. legumbre; J. semilla; K. yema foliífera, mostrando las estípulas. Rama con hojas y yema foliífera, tomadas de *Romero y Castañeda 8942* (MO); inflorescencia, flores, legumbre y semilla, tomadas de *Dugand 5599* (US).

Muellerae amazonicae M. Sousa affinis sed stipulis ca. 1.5 mm longis, oblatis, gemmas foliiferas omnino obtegentibus (vs. stipulis ca. 1 mm longis, ovatis, gemmas partim obtegentibus), petiolo 1.6-2.1 cm longo (vs. 2.5-3.6 cm longo), foliis (7-)9-foliolatis (vs. 5-foliolatis), foliolis 1.1-1.6 cm latis (vs. 1.7-2.2 cm latis), vexillo 7.5-8.5 mm lato (vs. 9-10 mm lato), ovario 6(7)-ovulato (vs. (8)9-ovulato), legumine l-nervato, carinato, sine sulco (vs. margine vexillari 2-nervato per totam longitudinem anguste sulcato) differt.

Árboles 3-12 m de alto, caducifolios; ramas moderada a esparcidamente canescente seríceas, pronto glabras. Estípulas ca. 1.5 mm de largo, oblatas, cubriendo completamente a las yemas foliíferas, caducas; pecíolo 1.6-2.1 cm de largo, terete, acostillado. Hojas (7-)9-folioladas, los folíolos 2.7-5 cm de largo, 1.1-1.6 cm de ancho, angostamente elípticos a lanceolados, el ápice acuminado, el haz glabrescente a glabro, el envés esparcidamente canescente puberulento, papiloso, ligeramente bicolor, cartáceos, translúcido punteados, nervadura primaria y secundarias poco realzadas en el envés, nervaduras laterales 11-12 pares. Inflorescencias 3.5-7 cm de largo, simples, erectas, las flores moderadamente esparcidas, cortamente pedunculadas, el pedúnculo 0.3-2 cm de largo; floración precoz en ocasiones coetánea; pedúnculos florales casi nulos; pedicelos 3.5-6.5 mm de largo, geminados, esbeltos, canescente seríceos; bracteólas 0.6-1 mm de largo, lanceoladas, liguladas, subopuestas a opuestas, lejanas o en la base del cáliz; cáliz 4-4.5 mm de largo, giboso en la base vexilar, brevemente dentado, moderadamente canescente seríceo con un fondo atropurpureo; corola morada, lila, magenta, translúcido líneolada; lámina del estandarte 7.5-8.5 mm de ancho, cuneiforme en la base resolviéndose en la uña, canescente serícea en el ápice adaxial, en la cara abaxial sin aurículas ni callos, con un canal vertical bordeado por dos pliegues que se prolongan a la uña, la uña 2-2.2 mm de largo; ovario 6(7)-ovulado. Legumbre ca. 8 cm de largo, 1-1.2 cm de ancho, oblongo-linear, indehiscente, aplanada, glabra, cartácea, algo constricta, el margen vexilar 1-nervado aquillado, sin surco, 0.7-0.8 mm de grosor, el margen carinal aquillado; semillas 4-5, 9-10.5 mm de largo, ca. 5 mm de ancho, 1.5 mm de grosor, oblongas; hilo lateral, testa lisa de color castaño.

Distribución, hábitat, fenología: especie endémica a Colombia, en la cuenca del Río Magdalena y el Cauca; habita mayormente en ciénegas y hay un reporte en áreas secas. En altitudes 20-350 m. La floración en febrero y marzo, con otro periodo en mayo; la fructificación con frutos maduros a mediados de febrero.

Etimología. Se dedica esta especie al prominente botánico argentino Arturo Burkart (1906-1975), el cual ha sido uno de los más notables estudiosos de la sistemática de las leguminosas, tanto de Argentina como de toda Sudamérica; él fue de los primeros que (1952, 1969) reconoció a *Muellera* como género aparte de *Lonchocarpus*, caracterizándolo y reconociendo a dos especies.

Material adicional examinado: COLOMBIA: **Bolívar**: correjimiento La Raya, refugio El Paraíso, 3-4 km de Cuencas, sobre el río Cauca, 8°20' N, 74°30' O, *R. Callejas et al. 4340* (MO). Vía Carmen de Bolívar-Alto La Causona, *H. Cuadros V. 1035* (MO). **Magdalena**: Ciénaga Santa Marta, carretera entre Don Juan y puente sobre el Toribio, *R. Romero-Castañeda 8942* (MO). Valle del Río César, entre Vallito y Mata de Indio, 9°47' N, 73°40' O, *A. Dugand 5599* (US).

4. **Muellera chocoensis** M. Sousa, sp. nov. Tipo: Colombia. Chocó, area of Baudó, on bank of river Baudó, about 13 km upstream from estuary, at right bank of estuary of Quebrada Taporal, 4 Feb. 1967 *H.P. Fucks & L. Zanella 21720* (holotipo: MO!) Fig. 3.

Nombre común: barbasquillo (Colombia).
Usos: veneno para pescar (Colombia).

Muellerae frutescenti (Aubl.) Standl. affinis sed foliis 7-9-foliolatis (vs. 5-(-7)-foliolatis), foliolis (9.5-)11.5-15 cm longis (vs.5-12 cm longis), lanceolatis vel anguste ellipticis (vs. oblongis vel ovato-oblongis), nervis lateralibus 11-13 paribus (vs. 6-10 paribus), vexillo 10-12(-13.5) mm lato (vs. 5-9 mm), ovario 7-ovulato (vs. 4-6-ovulato) differt.

Arbustos a árboles 1.5-6 m de alto; corteza interior sin fluido resinoso al corte; ramas pardo-amarillento seríceas, posteriormente glabrescentes. Estípulas ca. 3 mm de largo, ca. 3.2 mm de ancho, orbiculares a oblatas, pardo-amarillento seríceas, cubriendo las yemas foliíferas, caducas; pecíolo 4-5.5 cm de largo, con un canalículo adaxial a todo lo largo. Hojas 7-9-folioladas, los folíolos (9.5-)11.5-15 cm de largo, 3.5-4.5(-5.5) cm de ancho, lanceolados a angostamente elípticos, el ápice acuminado a largamente acuminado, el haz glabrescente, el envés canescente seríceo y densamente papiloso, marcadamente bicolores, membranáceos (en folíolos inmaduros) a cartáceas, diminutamente pelúcido punteados, nervadura primaria y secundarias muy poco realzadas en el envés, nervaduras laterales 11-13 pares. Inflorescencia 4.5-7.5(-9.5) cm de

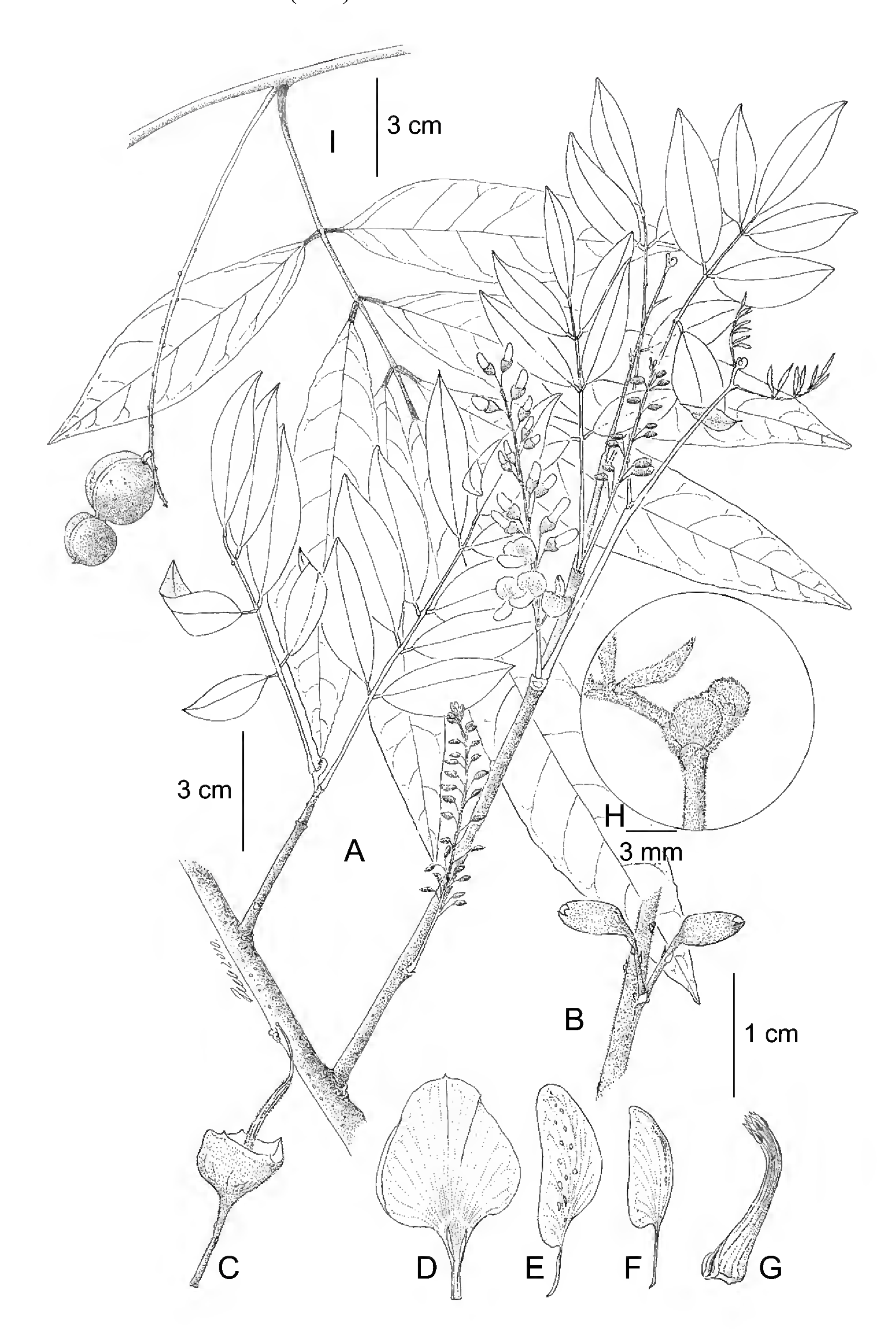


Fig. 3. *Muellera chocoensis* M. Sousa. A. rama con hojas inmaduras, inflorescencias y flores; B. unidad geminada, mostrando botones florales, bractéolas y bráctea floral; C. cáliz y gineceo; D. estandarte, la cara abaxial; E. ala; F. pétalo de la quilla; G. tubo estaminal; H. yema foliífera mostrando una estípula; I. rama con hojas maduras e infrutescencia. Rama con hojas inmaduras, inflorescencia y flores, tomadas de: *E. Forero et al. 4400* (MO); rama con hojas maduras e infrutescencia, tomadas de *A. Juncosa 252*1 (MEXU).

largo, axilares, simples, erectas, las flores moderadamente esparcidas a laxas, pedunculadas, el pedúnculo muy breve a 1-1.5 cm de largo; floración generalmente coetánea a tardía; pedúnculos florales muy reducidos o faltantes; pedicelos (5-)7-9 mm de largo, geminados, esbeltos; bractéolas 1.5-2 mm de largo, lanceoladas a algo cocleadas, subopuestas, distantes a la base del cáliz, pronto caducas; cáliz 4-5 mm de largo, brevemente dentado, giboso en la base vexilar, pardo-amarillento seríceo; hipanto presente; corola violeta, morada, glabra, las nervaduras marcadas, translúcido punteada, (en el ala y la quilla); lámina del estandarte 10-12(-13.5) mm de ancho, ovada, cuneiforme en la base resolviéndose en la uña, sin aurículas ni callos, con un canalículo vertical bordeado por dos pliegues que se prolongan en la uña; ovario 7-ovulado. Legumbre ca. 4 cm de largo, 1.6-2.2 cm de ancho, subglobosa a cilíndrica cuando con una semilla, moniliforme cuando dos o más semillas, con constricciones muy profundas, cortamente estípidada en la base, redondeada y abruptamente rostrada en el ápice, granulosa y glabra, pardo-amarillenta; semillas no vistas, las maduras reniformes, crasas con la testa quebradiza, el hilo lateral.

Distribución, hábitat, fenología: conocida solamente del área del Chocó y El Valle en la vertiente pacífica de Colombia y en la costa de Ecuador en la Provincia de Esmeraldas. En un hábitat muy limitado en aguas salobres cerca de manglares o en su orilla, ligeramente sobre el límite de la marea alta; en la desembocadura de ríos donde frecuentemente se inunda, en ocasiones sobre playas. Al nivel del mar o a escasos metros 0-5 m de altitud. Sobre suelos lodosos a inundados (acuáticos durante la marea alta). La floración se presenta de principios de febrero a mediados de junio, con un período a principios de septiembre; la fructificación es poco documentada y ocurre a mediados de mayo.

Etimología. El epíteto específico señala al Chocó (Colombia) como el área de distribución más importante de esta especie.

Material adicional examinado: COLOMBIA: **Chocó**: Quebrada San Pichi, 06°05' N, 77°10' O, C. *Barbosa 6497* (MEXU); alrededores de Bahía de Solano, *A. Fernández 336* (US); Hoya del Río San Juan, Brazo Churimal, 40°17' N, 77°28' O, 30 Mar. 1979, *E. Forero, L.E. Forero y N. Hernández 4400* (MO). **El Valle**: Baya de Buenaventura, Quebrada de Aguadulce, Costa Pacífica, *J. Cuatrecasas 19731* (F); Buenaventura, along bay, *E.P. Killip 5236* (US). ECUADOR: **Esmeraldas**: Limones-Borbón, 5 km before Borbón, 01°07' N, 79°00' O, *L.B. Holm-Nielsen et al. 26029* (MO).

5. **Muellera crucisrubierae** (Pittier) M. Sousa, comb. nov. Basónimo: *Lonchocarpus crucisrubierae* Pittier, Arb. Arbust. Venez. 6/8: 100. 1927. Tipo: Venezuela. Guárico, llanos de La Ribiera, *H. Pittier 12351* (holotipo: US!; isotipo: A!).

6. **Muellera denudata** (Benth.) M. Sousa, Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 45: 1254. 1993. Basónimo: *Lonchocarpus denudatus* Benth., J. Linn. Soc., Bol. 4 (Suppl.): 95. 1860. Tipo: Brasil. Pará, Rio Tapajoz, Santarem, *R. Spruce 595* (holotipo: K!; isotipos: BM!, P!). *Derris denudata* (Benth.) Ducke, Bol. Tecn. Inst. Agron. N. 18: 196. 1949.

7. **Muellera fendleri** (Benth.) M.J. Silva et A.M.G. Azevedo, Taxon 61(1): 103. 2012. Basónimo: *Lonchocarpus fendleri* Benth. J. Linn. Soc., Bol. 4 (Suppl.): 94. 1860. Tipo: Venezuela. Colonia Tobar, *A. Fendler 1863* (lectotipo designado por H. Pittier: Trab. Mus. Com.Venez. 4: 234. 1928: K!; isolectotipo GH!).

Hermann (1965) cita para la Flora de Panamá a *Lonchocarpus fendleri*: (*V.C. Dunlap 347*, GH!), pero se trata de *L. lasiotropis* F.J. Herm.

8. **Muellera frutescens** (Aubl.) Standl., Trop. Woods 34: 41. 1933. Basónimo: *Coublandia frutescens* Aubl., Hist. Pl. Guiana 2:937, tab. 346. 1775, excl. descr. fl . Tipo: Guayana Francesa. *J.B.C.F. Aublet s.n.* (holotipo: BM). Fig. 4.

Coronilla monilis L., Pl. Surin.: 13. 1775. Tipo : Surinam. Lectotipo (designado por Geesink en Taxon 33: 743. 1984): *Dahlberg 157*. Herb . Linn. No 911.1. *Lonchocarpus monilis* (L.) Az.-Tozzi, Rev. Brasil. Bot. 15(2): 152. 1992. *Muellera monilis* (L.) M.J. Silva et A.M.G. Azevedo, Taxon 61(1): 103. 2012.

Muellera moniliformis L.f., Suppl. Pl. 329, f. 141. 1781 (1782). Tipo: el mismo que el de *Coronilla monilis* L. *Derris moniliformis* (L.f.) Ducke, Bol. Técn. Inst. Agron. N. 2: 29. 1944.

Lonchocarpus pallidus Killip, Phytologia 1: 140. 1935. Tipo: Brasil. Maranhão, Rio Maracassumé, Campo do Cabeça, *R. de L. Fróes 1882* (holotipo: NY!; isotipos: A!, BM!, G!, K!, P!, US!).

Lonchocarpus pterocarpus sensu Miquel, Linnaea 18: 565, 1844. non DC. Prodr. 2: 260. 1825. Surinam, *R.F. Hohenacker 758a* (MO!).

Nombres comunes: madre cacao macho, swampy dogwood (Belice).

Arbustos a árboles hasta 7 m de alto, raíces adventicias presentes; corteza interna sin fluido resinoso al corte; ramas jóvenes pardo-amarillento seríceas, pos-

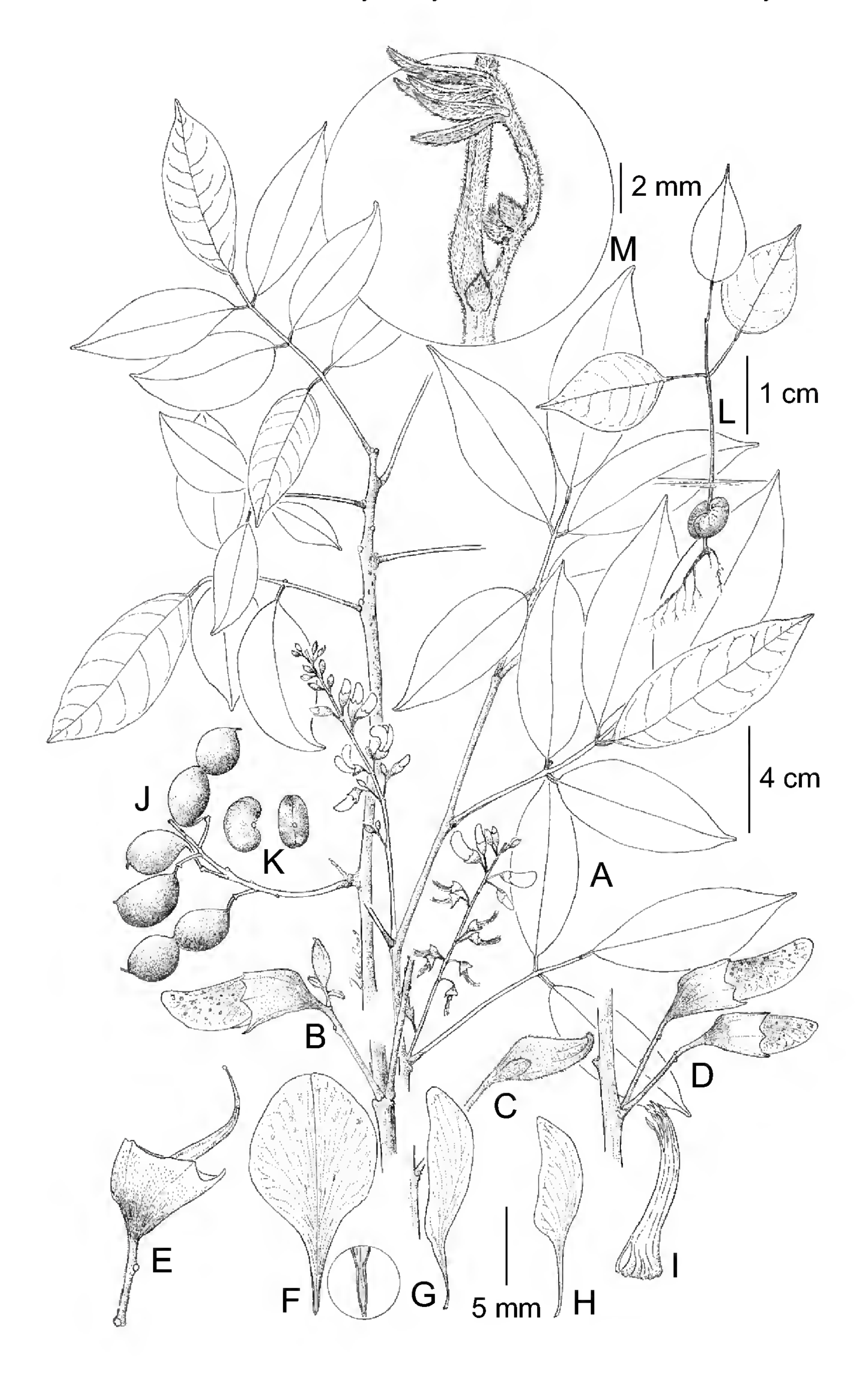


Fig. 4. *Muellera frutescens* (Aubl.) Standl. A. rama con hojas maduras e inflorescencias; B. unidad geminada, mostrado ramas floríferas (en vez de los pedicelos); C. botón floral mostrando a los dientes del cáliz imbricados con el diente abaxial cubriendo al ápice, una bractéola; D. unidad geminada, mostrando botones florales y cicatrices de bractéolas; E. cáliz y gineceo; F. estandarte cara abaxial, mostrando (en detalle) el canalículo vertical; G. ala; H. pétalo de la quilla; I. tubo estaminal; J. rama con hojas e infrutescenias; K. semillas, cara lateral y dorsal; L. plántula; M. yema foliífera, mostrando una estípula. Rama con hojas, inflorescencias, flores y estípulas, tomadas de *M. Sousa e I. Calzada 13020* (MEXU); rama con hoja e infrutescencias, tomadas de *Menéndez 1152* (MEXU); semillas tomadas de *Schipp 642* (HUH); plántula tomada de *Menéndez 1152* (MEXU).

teriormente glabrescentes. Estípulas ca. 3 mm de largo, ca. 3.2 mm de ancho, suborbiculares a oblatas, pardo-amarillento seríceas, cubriendo las yemas foliíferas, caducas; pecíolo 2.5-4 cm de largo, con un canalículo adaxial poco marcado a todo lo largo. Hojas 5(-7)-folioladas; folíolos 5-12 cm de largo, 2-4 cm de ancho, oblongos a ovado-oblongos, marcadamente bicolores, cartáceos a subcoriáceos, diminutamente pelúcido punteados, el ápice acuminado a largamente acuminado a agudo, el haz glabrescente, el envés diminutamente canescente seríceo y densamente papiloso, la nervadura primaria y las secundarias muy poco realzadas en el envés, las nervaduras laterales 6-10 pares. Inflorescencias 2-9 cm de largo, axilares, simples, erectas, las flores, laxas a moderadamente esparcidas en el raquis de la inflorescencia, pedunculadas, el pedúnculo muy breve hasta 1.7 cm de largo; floración coetánea a tardía; pedúnculos florales muy reducidos o faltantes; pedicelos (4-)6-9 mm largo, geminados, esbeltos; bractéolas 1.6-2 mm de largo, lanceoladas a oblongas, subopuestas a alternas, distantes a la base del cáliz, pronto caducas; cáliz 3.5-5 mm de largo, giboso en la base vexilar, brevemente dentado con dientes triangular-agudos, esparcidamente pardo-amarillento seríceo, pigmentado, translúcido punteado; hipanto presente; corola rosada, lila, morada, glabra, las nervaduras marcadas, translúcido punteadas; lámina del estandarte 5-9 mm de ancho, ovada a en ocasiones oblanceolada, cuneiforme en la base resolviéndose en la uña, sin aurículas ni callos, con un canalículo vertical bordeado por dos pliegues prolongándose en la uña; ovario 4-6-ovulado. Legumbres 2-5.5 cm de largo, 1.6-2.8 cm de ancho, subglobosas a cilíndricas cuando con una semilla, en ocasiones con dos, moniliformes cuando 2 o 3 o más semillas, con constricciones muy profundas, sésiles a cortamente estipitadas en la base, redondeadas y abruptamente rostradas en el ápice, lisas a frecuentemente granulosas, glabras, pardo-amarillentas; semillas 1-4, 17-18 mm de largo, 12-15 mm de ancho, ca. 6 mm de grosor, reniformes algo arqueadas, crasas con la testa quebradiza (al secarse se arruga), el hilo lateral. Plántulas con los cotiledones hipogeos; eófilos 1-foliolados, opuestos.

Distribución, hábitat, fenología: se trata de una especie de amplia distribución, sur de México (Veracruz y Tabasco), Centroamérica, Venezuela, Trinidad y Tobago, Guayanas y Norte de Brasil. En un hábitat muy restringido en la desembocadura de ríos y lagunas con presencia de agua salobre. La vegetación en que habitan más frecuentemente son los manglares. En altitudes al nivel del mar. La floración y fructificación se presenta durante casi todo el año. Su dispersión se lleva a cabo por corrientes de agua, al segmentarse el fruto moniliforme en unidades monospermas que flotan en el agua y eventualmente se depositan en playas como en la de Balzapote (Veracruz), estableciéndose en esteros y desembocaduras de ríos.

Material adicional examinado: MÉXICO: **Veracruz**: Punta Ostión en la Bahía de Sontecomapan, municipio Catemaco, *J.H. Beaman 6479* (MEXU); Punta Levisa, Laguna de Sontecomapan, *R. Cedillo Trigos 3361* (MEXU); Laguna de Sontecomapan, 6 km al N del embarcadero, municipio Catemaco, *Cedillo 3432* (MEXU); Isla Coscoapan en la Laguna de Sontecomapan, 18°31' N, 95°01' O, *F. Menéndez L. 1152* (MEXU); Rancho Levisa, en la Punta Levisa, orilla norte Laguna Sontecomapan, municipio Catemaco, *M. Sousa* e *I. Calzada 13020* (MEXU). **Tabasco**: Arroyo Levees, E side Laguna Mechoacan, *F.D. Barlow 3/10* (MEXU); Laguna Yucateco, cerca del muelle de Pemex y río Chicozapote, a 10 km al N de La Venta, municipio Huimanguillo, *A. Novelo y V.L. Ramos 1794* (MEXU); Laguna el Yucateco, 18°11' N, 94°01' O, *M. Sousa y P. Tenorio L. 13460* (MEXU). GUATEMALA: **Escuintla**: Inland banks of Canal de Chiquimulilla, between San José and Iztapa, *W.E. Harmon 4400* (MO). **El Petén**: Vaxantum, *H.H. Bartlett 12533* (DS). BELICE: **Belize**: Haulover, *C.L. Lundell 6987* (DS). **Stann Creek**: Mullin River, *P.H. Gentle 3394* (A). **Toledo**: Río Temash, *J.D. Dwyer 14773* (MEXU, MO); Jacinto Creek, *P.H. Gentle 6003* (MEXU). NICARAGUA: **Zelaya**: La barra de Punta Gorda, 11°30' N, 83°47' O, *P.P. Moreno 13170* (MEXU, MO), between Lamblaya and Laguna Kauropura, *P.C. Vincellis 661* (MO). COSTA RICA: [estado no localizado]: Boca de Barranca, *J.A. Echeverria 4064* (F). **Guanacaste**: Parque Nacional Palo Verde, área del Tempisque, 10°16' N, 85°15' O, *U. Chavarria 608, 614* (MEXU). PANAMÁ; **Bocas del Toro**: vicinity of Chiriquí Lagoon, *H. von Wedel 2452* (GH); **Darién**: Río Congo, South Darien, *H. Pittier 6983* (GH); 1 km E of Santa Fé, *E. Tyson et al. 100* (GH). VENEZUELA: **Falcón**: Río Ricoa, S de Las Dos Bocas, *J. Steyermark 113591* (MO); [estado no encontrado]: Orinoco Delta, Cano del Vogre, *F.E. Bond et al. 60* (GH); Pedernales, *H.M. Curran & M. Homan 1325* (GH). TRINIDAD Y TOBAGO: **Tobago**: Smithfield, near Scarborough, *W.E. Broadway 4406* (GH). **Trinidad**: Banks of the Caroni River, *Broadway 9193* (A). GUYANA: **Northwest:** Waini River, Marabo Creek, *J.S. de La Cruz 1270* (GH); Kamakusa, upper Mazaruni River 59°50 ‘ O, *de La Cruz 4093* (GH). SURINAM: [estado no encontrado]: Ajoewa, Rio Courantye, *B W. 3090* (MO). GUAYANA FRANCESA: [estado no encontrado]: vicinity of Cayenne, *W.E. Broadway 366* (GH); Demarara-Mohaica Region Georgetown, 6°50' N, 58°10' O, *W. Hahn 4808* (MEXU); Essequibo-Isl.-W. Demeran Area, N. and S of Wales, 6°40' N, 58°11' O, *J.J. Pipoly 9092* (NY). BRASIL: **Amazonas**: Amapá, Rio Amapá, *D.F. Austin et al. 7239* (NY); **Maranhão**: Maracassumé River Region, *R. de L. Fróes 1801* (F, MO).

En ciertas ocasiones, aun en la misma muestra de herbario, además de las flores pediceladas en las unidades geminadas, también se presentan ramas floríferas

(que remplazan a los pedicelos), donde en el nudo de la bractéola hay un meristemo axilar que produce una flor, véase Fig. 4, B.

9. **Muellera lutea** (J.R. Johnston) M.J. Silva et A.M.G. Azevedo, Taxon 61(1): 103. 2012. Basónimo: *Gliricidia lutea* J.R. Johnston, Proc. Amer. Acad. 40(21): 687. 1905. Tipo: Venezuela. Isla Margarita, El Valle, *O.O. Miller y J.O. Johnston 246* (sintipo: B, destruido; duplicados: GH!, MO!, P!). *Margaritolobium luteum* (J.R. Johnston) Harms, Feddes Repert. Nov. Sp. 19: 67. 1923.

10. **Muellera lutescens** (Pittier) M.J. Silva et A.M.G. Azevedo, Taxon 61(1): 104. 2012. Basónimo *Lonchocarpus lutescens* Pittier, Arb. Arbust. Venez. 4/5: 59. 1925. Tipo: Venezuela. El Sombrero, *H. Pittier 11444* (holotipo: US!; isotipos: K!,NY!).

11. **Muellera sericea** (Micheli) M.J. Silva et A.M.G. Azevedo, Taxon 61(1): 104. 2012. Basónimo: *Bergeronia sericea* Micheli, Mém. Soc. Phys. Genève 28:7. 1883. Tipo: Paraguay. Rongement le Rio Paraguay, *B. Balansa 1380* (holotipo: G; isotipos: BM!, K!).

12. **Muellera tubicalyx** (Pittier ex Poppendieck) M.J. Silva et A.M.G. Azevedo, Taxon 61(1): 104. 2012. Basónimo: *Lonchocarpus tubicalyx* Pittier ex Poppendieck, Novon 2(1): 57. 1992. Tipo: Venezuela. Apure, San Juan de Payara, *C.E. Chardon 237* (holotipo: VEN!; isotipo: US!). Fig. 5.

Especie que fue recientemente validada por Poppendieck (1992), y que aquí por primera vez se describe e ilustra al fruto (Fig. 5). Legumbre 4-10.5 cm de largo, 0.8-1.1 cm de ancho, oblongo-linear a oblonga, indehiscente, algo constricta, aplanada, cinéreo a ferrugíneo velutina, el margen vexilar 2 nervado, 2-2.2 mm de grosor, con una fisura central a todo lo largo, el margen carinal aquillado, con fisuras dorso-ventrales que se segmentan produciendo unidades monospermas de dispersión. Semillas 2-6, ca. 10 mm de largo, ca. 5.5 mm de ancho, ca. 2.1 mm de grosor, oblongo-reniformes, color castaño.

Material adicional examinado: VENEZUELA: **Apure**: San Fernando, *H. Guyon 163* (P). **Bolívar**: Ciudad Bolivar and vicinity, on the Orinoco river, *L.H. Bailey y E. Zoe Bailey 1833* (US). **Delta Amacuro** (Territorio Federal): Río Manimo, B[V]uelta Triste, Orinoco Delta, *F.E. Bond et al. 145* (NY, US). **Guárico**: departamento Miranda, municipio Calabozo, Río Orituco, sector Puente, *A. Castillo S. 419* (VEN); sector Guacharaca, *Castillo 487* (VEN).

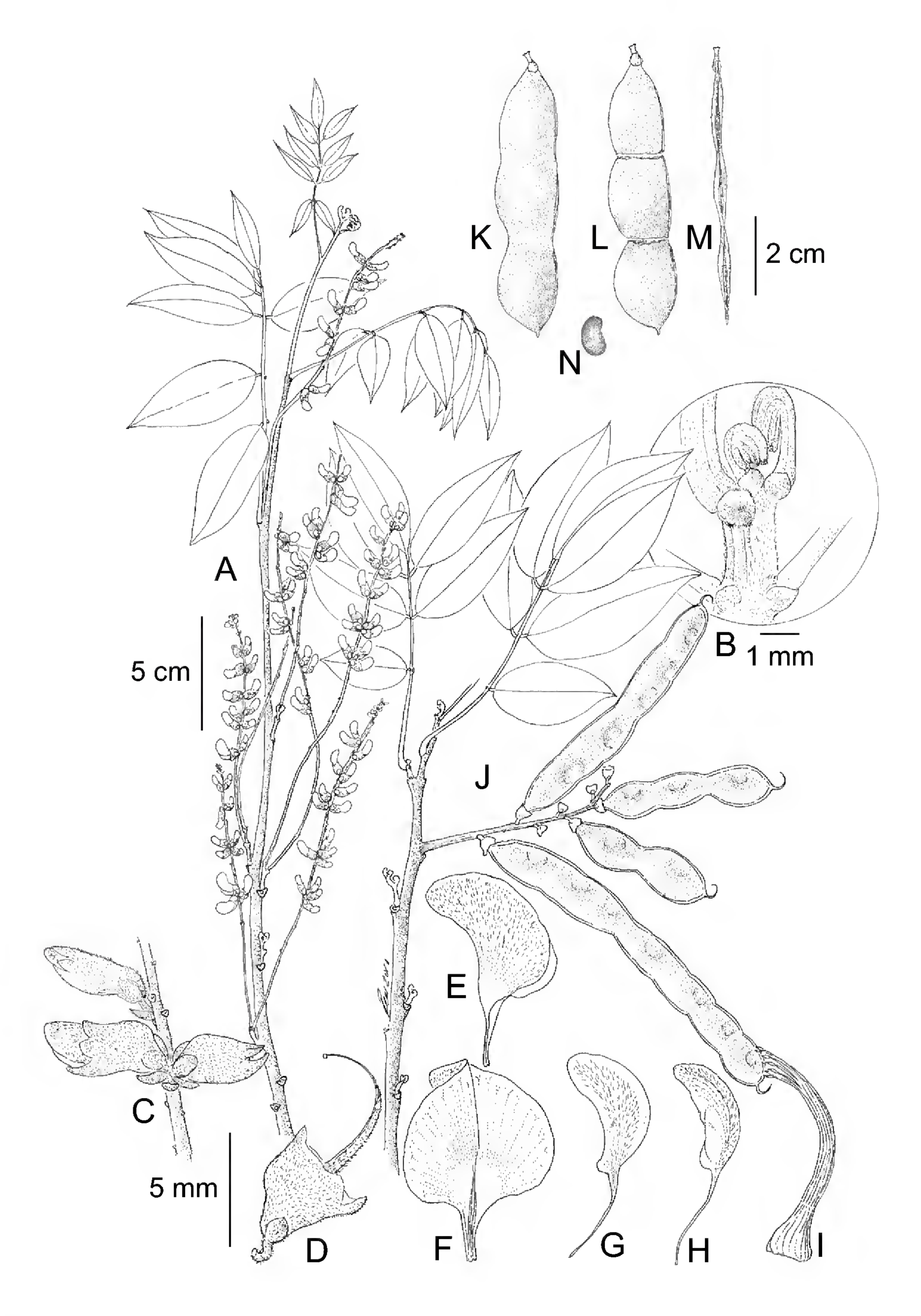


Fig. 5. *Muellera tubicalyx* (Pittier ex Poppendick) M.J. Silva & A.M.G. Azevedo . A. rama con hojas e inflorescencias: B. yema foliífera, mostrando estípulas; C. unidades geminadas, en las que se muestran las bractéolas y brácteas florales; D. cáliz, mostrando los dientes y el gineceo; estandarte plegado cara adaxial; F. estandarte cara abaxial; G. ala; H. pétalo de la quilla; I. tubo estaminal; J. rama con hojas e infrutescencias; K. legumbre cara valvar; L. legumbre mostrando las fisuras dorso-ventrales; M. legumbre margen vexilar; N. semilla. Rama con hojas inmaduras, inflorescencias y flores, tomadas de *H. Guyon 163* (P); estípula, tomada de *A. Castillo 419* (VEN); rama con hojas maduras e infrutescencias con legumbres inmaduras, tomadas de *L.H. Bailey y E. Zoe Bailey 1833* (US): legumbres maduras y semilla, tomadas de *Castillo 487* (VEN).

13. **Muellera unifoliolata** (Benth.) M. Sousa, comb. nov. Basónimo: *Lonchocarpus unifoliolatus* Benth., J. Linn. Soc., Bot. 4 (Suppl.): 90. 1860. Tipo: México. Oaxaca, Talea, Sierra San Pedro Nolasco, 1843-44, *C. Jürgensen 717* (holotipo: K!; isotipos: G!, MO!). Fig. 6.

Nombres comunes: icaco verde, vainita (Tabasco), rosa morada (Veracruz)

Árboles 3-13 m de alto, perennifolios; ramas glabras. Hojas con arreglo dístico en los brotes nuevos, y posteriormente con arreglo helicoidal por torsión de los tallos en la ramas con hojas maduras; estípulas 1-1.2 mm de largo, angostamente triangulares, erectas, pronto caducas; pecíolo (0.5-)1-2(-3.5) cm de largo, terete a algo angulado, en ocasiones con un canalículo poco marcado adaxialmente; hojas 1-folioladas; folíolo 6-14(-21) cm de largo, 3-6(-11) cm de ancho, con vernación involuta, ovado, oblongo, elíptico a lanceolado, el ápice acuminado a cuspidado, en ocasiones cortamente caudado, lustroso y glabro en la haz y envés, subcoriáceo a membranáceo, epunteado, la nervadura primaria y las secundarias ligeramente realzadas en el envés, nervaduras laterales (4-)5-7 pares. Inflorescencias (3-)6-11(-15) cm de largo, simples, erectas, densifloras en el 1/2 superior del raquis, brevipedunculadas; floración tardía; pedúnculos florales 1-2 mm de largo, la bráctea subyacente persistente; pedicelos 2-2.5 mm de largo; bractéolas 0.7-1.2 mm de largo, lineares a oblongas, algo cóncavas, opuestas a alternas, patentes, cercanas a distantes al cáliz. Flores 8-10 mm de largo; cáliz 2-2.7 mm de largo, epunteado, moderadamente canescente seríceo con un fondo rojizo, brevidentado, el diente carinal ca. 0.3 mm de largo, cubriendo al ápice del botón floral, sin giba en la base; corola lila, violeta, morada o guinda, epunteada; lámina del estandarte 5-9 mm de ancho, con mácula blanca a amarillenta, cóncava, obovada, canescente serícea adaxialmente, cuneiforme en la base, sin aurículas, ni callos, resolviéndose en la uña, la uña 1.3-1.9 mm de largo, con un canalículo vertical bordeado por 2 pliegues; tubo estaminal calloso reforzando las dos fenestras basales, las anteras y su conectivo glabros; ovario 2-3-ovulado. Legumbre 4-7.5 cm de largo, 1.9-3 cm de ancho, cortamente falcada, indehiscente, sésil a breviestipitada, rostrada, lateralmente comprimida excepto las valvas ligeramente abombadas a la altura de las semillas, coriácea, glabra, las valvas tenuemente nervadas, el margen vexilar ensanchado con un surco longitudinal, el margen carinal angostamente aquillado; semillas 1-(-2), 14-15 mm de largo, crasas, la testa quebradiza (al secarse) algo arrugada. Plántulas con los cotiledones hipogeos; eófilos opuestos, 1-foliolados.

Distribución, hábitat, fenología: especie endémica a México, en la vertiente del Golfo de México; habita en los estratos arbóreos bajo y mediano en selvas

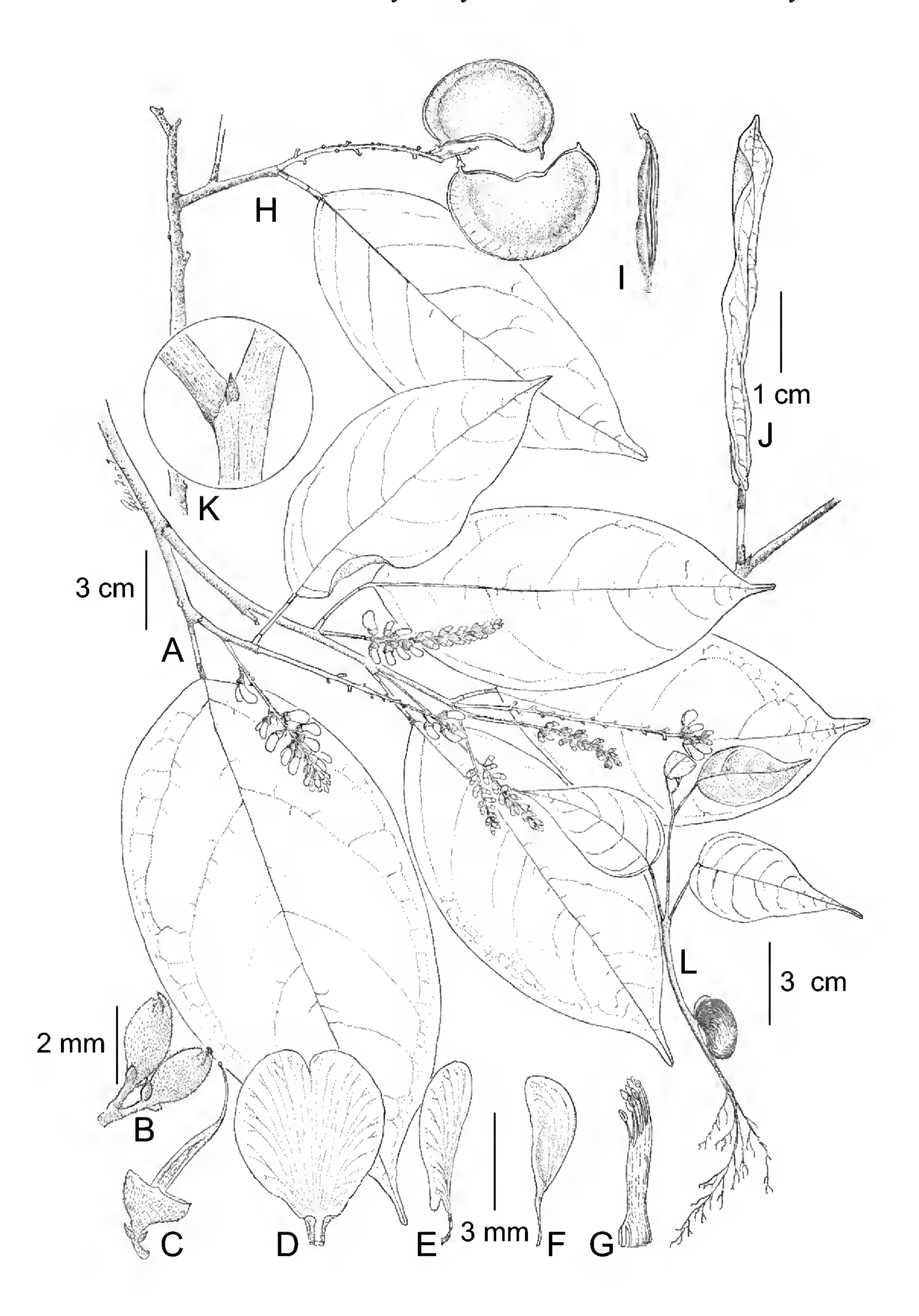


Fig. 6. *Muellera unifoliolata* (Benth.) M. Sousa. A. rama con hojas e inflorescencia; B. unidad biflora, mostrando botones florales con el diente abaxial cubriendo el ápice, bractéolas, pedicelos y pedúnculo floral; C. cáliz y androceo; D. estandarte cara abaxial; E. ala, F. pétalo de la quilla; G. tubo estaminal; H. rama con hoja e infrutescencia; I. legumbre margen vexilar; J. hoja inmadura, mostrando la vernación involuta; K. estípula; L. plántula. Rama con hojas, inflorescencias y flores, tomadas de *T. Wendt el al. 4060* (MEXU); unidad biflora, tomada de *M. Cházaro 381* (MEXU); rama con hoja, infrutescencia, legumbre margen vexilar, hoja inmadura y estípula, tomadas de *M. Sousa et al. 13403* (MEXU); plántula, tomada de *Sousa 4289* (MEXU).

altas perennifolias con *Dialium, Vatairea, Terminalia, Vochysia*, en ocasiones en orilla de cuerpos de agua; también se presenta en selvas bajas perennifolias en cimas montañosas con parteaguas sujetos a fuertes vientos. El clima es (Af) cálido húmedo sin períodos secos; sobre suelos negros arcillosos a rocosos de origen volcánico. En altitudes 20-900 m s.n.m. Con dos períodos de floración, de marzo a finales de julio y de finales de septiembre a mediados de diciembre; fructifica a finales de mayo y posteriormente de finales de agosto a mediados de noviembre.

Material adicional examinado: MÉXICO: **Veracruz**: Las Cabañas, 5 km al N de la desv. de la carr. a El Jicacal, municipio Catemaco, *J.I. Calzada 384* (GH, MEXU), *1606* (MEXU); Estación de Biología Tropical, Los Tuxtlas, lote 67, 18°34' N, 95°04' O, *A. Campos V.* y *J. Ramírez-Amezcua 5989* (MEXU); rivera de la Laguna Escondida, municipio San Andrés Tuxtla, 18°35' N, 95°05'23" O, *Campos 6128* (MEXU); cima de El Vigía Estación de Biología Tropical, Los Tuxtlas, 30 km N de Catemaco, municipio San Andrés Tuxtla, *R. Cedillo Trigos 2828* (MEXU); Estación de Biología Tropical, Los Tuxtlas, municipio San Andrés Tuxtla, *M. Cházaro B. 381* (MEXU); Cerro Vigía, Estación de Biología Tropical, Los Tuxtlas, municipio San Andrés Tuxtla, 18°34' N, 95°04' O, *G. Ibarra M. 2205, 2515* (MEXU); Estación de Biología Tropical, Los Tuxtlas, *Ibarra 2179* (MEXU); Barra de Sontecomapan, *L. Nevling* y *A. Gómez-Pompa 147* (MEXU); Playa Escondida, municipio San Andrés Tuxtla, *T.P. Ramamoorthy 3503* (MEXU); Playa Escondida, municipio San Andrés Tuxtla, *M. Sousa et al. 4064, 4270, 13403* (MEXU); El Vigía, Estación de Biología Tropical, Los Tuxtlas, *M. Sousa et al. 4289* (MEXU); El Vigía, lote 67, Estación de Biología Tropical, Los Tuxtlas 18°58' N, 95°08' O, *E. Velasco-Sinaca 652* (MEXU); Arroyo Brasilia cerca del poblado 15 Nuevo, al N del Río Uxpanapa, 11.5 km al E de Uxpanapa, 17°11'30" N, 94°08'30" O, *T. Wendt et al. 4060* (CHAPA, MEXU). **Oaxaca**: Chinantla, *H. Galeotti 3457* (BR, F, GH, US); San Antonio Nuevo Paraíso, a 500 m al O, por el camino al Plan de La Ceiba, 17°09'13" N, 94°21'12" O, *A. Sánchez A. et al.* 24 (MEXU). **Tabasco**: km 59 Huimanguillo a Malpaso, *Comisión de Dioscóreas 10894* (MEXU).

Clave de las especies mesoamericanas y del norte de Sudamérica de *Muellera*

1. Legumbres paucispermas, con 1 o 2(3,4) semillas.

2. Legumbres glabrescentes a glabras.
   3. Legumbres elípticas; flores amarillas; Venezuela .... 9. *M. lutea*
   3. Legumbres falcadas; flores de otros colores (lila, violeta, morado y blanco), no amarillas.
      4. Hojas l-folioladas; S. México .... 13. *M. unifoliolata*
      4. Hojas (5-)7-9-folioladas; Venezuela, Guayanas, N. Brasil .... 5. *M. denudata*
2. Legumbres pelosas.
   5. Flores amarillas; frutos linear-oblongos, con pelosidad canescente; Venezuela .... 10. *M. lutescens*
   5. Flores violeta a moradas; frutos cortamente oblongos, con pelosidad ferrugínea; Venezuela .... 4. *M. crucisrubieae*

l. Legumbres plurispermas, con 5-8 semillas.
6. Legumbres moniliformes o curvadas a espiraladas.
   7. Legumbres moniliformes; foliolos 2-4.5(-5.5) cm de ancho, el envés no rugoso, el ápice acuminado a largamente acuminado; S. México, Centro América, Colombia, Venezuela, Ecuador, Guayanas, N. Brasil.
      8. Hojas 5(-7)-folioladas; folíolos 5-12 cm de largo, oblongos a ovado-oblongos, las nervaduras laterales 6-10 pares; lámina del estandarte 5-9 mm de ancho; ovario 4-6-ovulado. .... 7. *M. frutescens*
      8. Hojas 7-9-folioladas; folíolos (9.5-)11.5-15 cm de largo, lanceolados a angostamente elípticos, las nervaduras laterales 11-13 pares; lámina del estandarte 10-2(-13.5) mm de ancho; ovario 7-ovulado. .... 4. *M. chocoensis*
   7. Legumbres aplanadas, curvadas a espiraladas; folíolos 1.1-1.4 cm de ancho, envés rugoso, el ápice obtuso a cortamente acuminado; Ecuador, Paraguay, Argentina .... 11. *M. sericea*
6. Legumbres rectas, ni moniliformes, ni curvadas, ni espiraladas.
   9. Legumbres 1.1-1.2 cm de ancho.
      10. Legumbres glabras; inflorescencia 3.5-7 cm de largo; pedicelos 3.5-6.5 mm de largo; Colombia .... 3. *M. burkartii*
      10. Legumbres pelosas; inflorescencia 7.5-11.5 cm de largo; pedicelos nulos hasta 1.3 mm de largo; Venezuela .... 12. *M. tubicalyx*
   9. Legumbres 1.9-2.6 cm de ancho.
      11. Foliolos obtusos; legumbres subleñosas con pelosidad ferrugínea; Venezuela .... 7. *M. fendleri*

11. Foliolos acuminados a largamente acuminados; legumbres coriáceas, glabras.
    12. Legumbres brillantes, sin moteado; en fruto el pedicelo esbelto hasta 9 mm de largo, el estípite hasta 10 mm de largo; Colombia, Grenada, Venezuela .... 2. *M. broadwayi*
    12. Legumbres opacas con moteado irregular, en fruto el pedicelo algo robusto hasta 4 mm de largo, el estípite no bien definido; Colombia, Perú, Brasil .... 1. *M. amazonica*

DISCUSIÓN

El género *Muellera* L.f. (Fabaceae, Millettieae) comprende alrededor de 30 especies de los trópicos de América. En Mesoamérica sólo está representado por dos, de ellas una es endémica a México y la otra de amplia distribución hasta el norte de Brasil; en el norte de Sudamérica (Colombia, Venezuela y Ecuador) con 12 especies; en el sureste de Sudamérica, principalmente Brasil, con alrededor de 18 especies; en las Antillas Menores con sólo una.

El análisis filogenético preliminar generado con secuencias de nrITS (Fig. 7) confirma la idea de que *Muellera* (14 especies aquí, Cuadro 1) es un grupo monofilético, hermano del género *Dahlstedtia* con un apoyo bootstrap de 80%. Ambos géneros son grupos hermanos de *Lonchocarpus* (86%). Dentro de *Muellera* los clados que poseen apoyo de ramas mayor de 60% son el de *M. unifoliolata* y *M. broadwayi* (99%), el de *M. cruscisberiae* con *M. sericea* (93%) y el de *M. chocoensis* con *M. frutescens* (67%). Este último necesita un muestreo mucho mayor para discernir entre taxa supraespecíficos dentro de *M. frutescens*. La nueva especie descrita aquí (*M. chocoensis*) posee mayor afinidad morfológica y molecular con *M. frutescens*; ambas comparten el mismo tipo de hábitat y son alopátricas.

AGRADECIMIENTOS

A Omar González Zorzano por la traducción de las diagnosis al latín y a Fernando Chiang C. por la supervisión de ellas. A Gloria Andrade M., por su constante apoyo en la organización del texto y la información requerida. A Ramiro Cruz por sus inmejorables ilustraciones botánicas. Por proporcionar, en visitas o préstamos, el material para este trabajo, a los curadores de los siguientes herbarios: A, BM, BR,

CHAPA, DS, DUKE, F, G, GH, K, MEXU, MO, NY, P, TEX-LL, US, VEN, VT, quienes facilitaron su consulta. También contamos con la valiosa asesoría de Teresa Terrazas en la interpretación anatómica. Agradecemos la ayuda técnica de Laura Márquez (secuenciador IBUNAM). El trabajo molecular fue posible gracias al apoyo parcial de UNAM-DGAPA, PAPIIT IN222109.

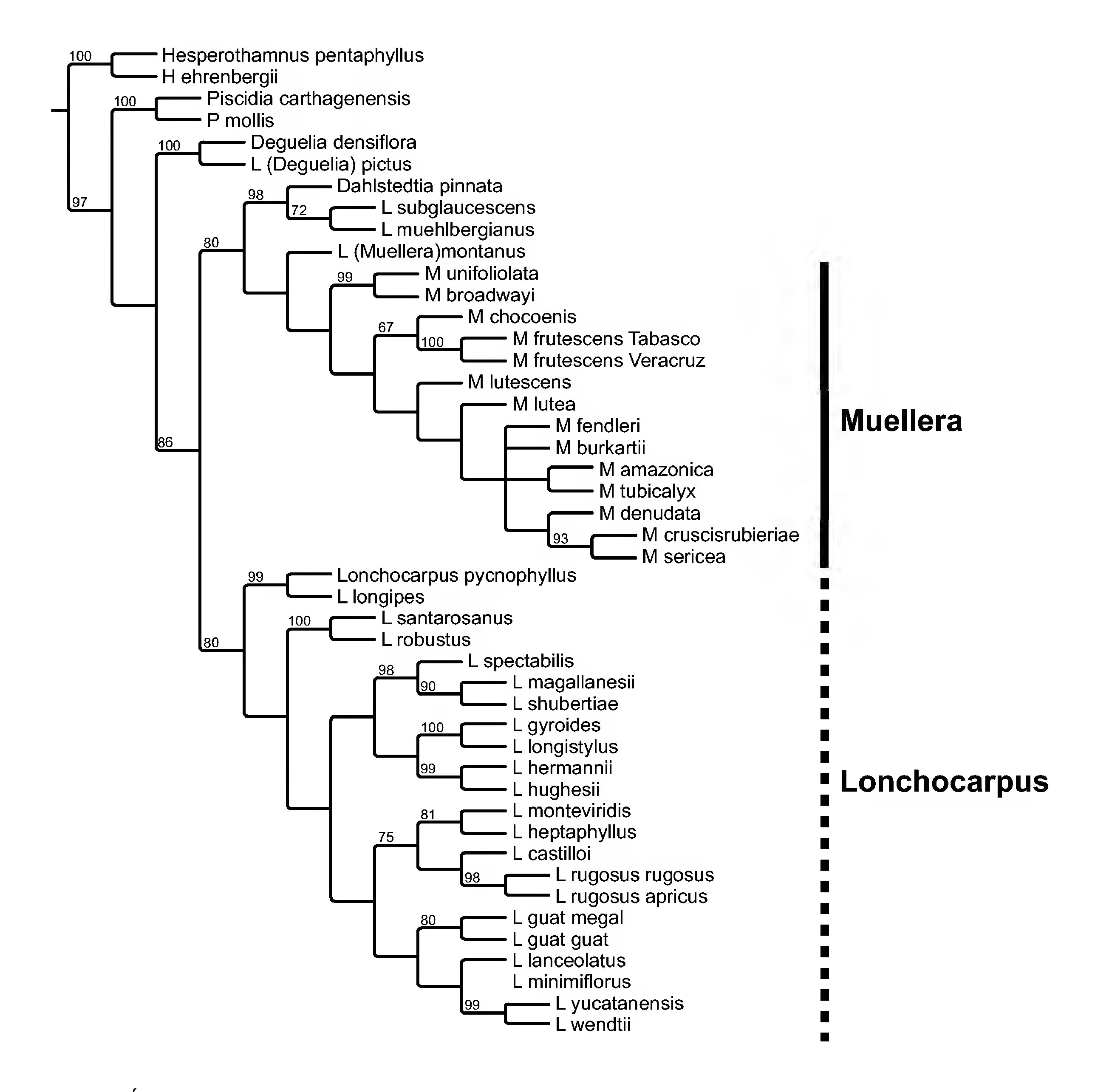


Fig. 7. Árbol de consenso estricto para *Muellera* y géneros hermanos. Sobre las ramas valores de bootstrap superiores a 60%.

Cuadro 1. Lista de especies y ejemplares utilizados en el análisis filogenético preliminar de *Muellera*.

Especie	Colector	Localidad
Dahlstedtia pinnata	HC. De Lima 4/1	Brasil
Deguelia densiflora	B. Hamel 19661	Costa Rica
Hesperothamnus ehrenbergii	E. Guízar 5187	México, Hidalgo
H. pentaphyllus	P. Tenorio 20102	México, Puebla
Lonchocarpus castilloi	D. Álvarez 6121	México, Campeche
L. guatemalensis var. *guatemalensis*	G. Aguilar 521	México, Chiapas
L. guatemalensis var. *megalanthus*	P. Tenorio 19026	México, Sinaloa
L. gyroides	R. Cruz D. 4789	México, Guerrero
L. heptaphyllus	T. Croat 13923	Panamá
L. hermannii	Hu L13	México, Sonora
L. hughesii	Hughes, 1718	Honduras
L. lanceolatus	Hughes 1723	México, Oaxaca
L. longistylus	E. Martínez 31964	México, Campeche
L. longipes	B. Peguero y A. Veloz 526	República Dominicana
L. (Deguelia) pictus	R. Pursell 8629	Venezuela
L. magallanesii	A. Solís M. 366	México, Jalisco
L. minimiflorus	Hughes 1223	Guatemala
L. monteviridis	Haber 770	Costa Rica
L. muehlbergianus	Tressens et al. 1992	Argentina
L. pycnophyllus	S. A. Thomson 7445	República Dominicana
L. robustus	A. Campos 6212	México, Veracruz
L. rugosus subsp. *apricus*	M. Lavin 8204	México, Chiapas
L. rugosus subsp. *rugosus*	E. Martínez 35467	México, Campeche
L. santarosanus	Hughes 1229	El Salvador
L. schubertiae	M. Martínez 84	México, Guerrero
L. spectabilis	E. Hernández XA3	México, Guerrero
L. subglaucescens	Hatschbach 41090	Brasil
L. wendtii	Brigada Vázquez 363	México, Veracruz
L. yucatanensis	E. Martínez 37214	México, Campeche
Muellera amazonica	Amaral et al. 360	Brasil
M. broadwayi	L. Cárdenas 4104	Venezuela
M. burkartii	Callejas et al. 4340	Colombia
M. chocoensis	E. Forero y R. Jaramillo 4400	Colombia

Cuadro 1. Continuación.

Especie	Colector	Localidad
M. crucisrubierae	F. Tamayo 4062	Venezuela
M. denudata	G. Davidse 14802	Venezuela
M. fendleri	N. Ramírez 3103	Venezuela
M. frutescens	A. Novelo 2105	México, Tabasco
M. frutescens	M. Sousa 13020	México, Veracruz
M. lutea	Curian 1200	Venezuela
M. lutescens	A. Gröger 662	Venezuela
Lonchocarpus (Muellera) montanus	Pereira 3296	Brasil
M. sericea	A. Krapovickas 45636	Paraguay
M. tubicalyx	F. E. Bond 145	Venezuela
M. unifoliolata	G. Ibarra 3376	México, Veracruz
Piscidia carthagenensis	J. Rivera 2252	México, Oaxaca
Piscidia mollis	Hu 1117	México, Sonora

LITERATURA CITADA

Bentham, G. 1860. Synopsis of Dalbergieae, a tribe of Leguminosae. J. Linn. Soc. Bot. 4 (Supplement): pp. 1-128.

Burkart, A. 1952. Las leguminosas argentinas, silvestres y cultivadas. 2a. ed. Acme. Buenos Aires. pp. 1-579.

Burkart, A. 1969. Leguminosas nuevas o críticas, VII. Darwiniana 15(3-4): 501-549.

Geesink, R. 1984. Scala Millettieaerum. A survey of the genera of the tribe Millettieae (Leguminosae-Papilionoideae), with methodological considerations. Leiden Botanical Series 8. E.J. Brill/Leiden University Press. Leiden, Netherlands. pp. 1-131.

Hermann, F. J. 1965. 10. *Lonchocarpus* H.B.K. Flora of Panama (Family 83. Leguminosae) Ann. Missouri Bot. Gard. 52(1): 39-47.

Linné, f., Carl von. 1781 [1782]. Suppl. Pl.: 53, 329.

Silva, M. J. & A. M. G. A. Tozzi. 2008. Four new Brazilian species of *Lonchocarpus* Kunth (Leguminosae, Papilionoideae, Millettieae). Brittonia 60(4): 318-328.

Silva, M. J., A. M. G. A. Tozzi & G. P. Lewis. 2010. Two new species of *Lonchocarpus* (Leguminosae, Papilionoideae, Millettieae) from Brazil. Kew Bull. 65(1): 29-35.

Silva, M. J., L. Paganucci de Queiroz, A. M. Goulart de Acevedo Tozzi, G. P. Lewis y A. Pereira de Sousa. 2012. Phylogeny and biogeography of *Lonchocarpus* sensu lato and its allies in the tribe Millettieae (Leguminosae, Papilionoideae). Taxon 61(1): 93-108.

Sousa S., M. & M. Peña de Sousa. 1981. New World Lonchocarpinae. In: Polhill, R. M. & P. B. Raven (eds.). Advances in Legume Systematics, Part 1. Royal Bot. Gard. Kew, England. pp. 261-281.

Sousa S., M. 1993. *Muellera denudata* (Benth.) M. Sousa. Monogr. Syst. Bot. Mo. Bot. Gard. 45: 1254.

Sousa S., M. 2005. Las especies del género *Lonchocarpus* (Leguminosae, Papilionoideae: Millettieae) para Bolivia. Novon 15: 590-598.

Sousa S., M. 2009. La sect. *Punctati* del género *Lonchocarpus* (Leguminosae, Papilionoideae, Millettieae) para Mesoamérica. Novon 19: 239-255.

Teixeira, S. de P., M. de Castro & A. M. G. de Tozzi. 2000. Secretory cavities and pellucid dots in leaflets of *Lonchocarpus* (Leguminosae, Papilionoideae, Millettieae). Pl. Syst. Evol. 221: 66-68

Recibido en septiembre de 2011.

Aceptado en abril de 2012.

Acta Botanica Mexicana 100: 41-77 (2012)

ASSESSING INTRODUCED LEGUMINOSAE IN MEXICO TO IDENTIFY POTENTIALLY HIGH-IMPACT INVASIVE SPECIES*

Judith Sánchez-Blanco[1], Clara Sánchez-Blanco[1*], Mario Sousa S.[2] y Francisco J. Espinosa-García[1,3]

[1]Universidad Nacional Autónoma de México, Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Antigua Carretera a Pátzcuaro 8701, Colonia Ex Hacienda de San José de la Huerta, 58089 Morelia, Michoacán, México.
[2]Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Departamento de Botánica, Ciudad Universitaria, 04510 México, D.F., México.
[3]Author for correspondence: espinosa@oikos.unam.mx

ABSTRACT

Most introduced plant species in Mexico have not been assessed to prioritize management actions to eradicate or contain them, or for damage mitigation after plant invasions. We assessed 42 introduced weed taxa in the Leguminosae using empirical and theory derived criteria in a model focused in the species behavior abroad, their residence time and number of occupied localities, and the presence in Mexico of closely related relatives (native and non-native) at the genus level. Data were obtained from bibliographic sources and from the "Malezas Introducidas en México" database, which includes information from 11 Mexican herbaria. We also developed a scoring process to qualify introduced weed expansion using residence time and number of occupied localities. We classified the analyzed introduced legumes in four priority of attention categories. We suggest that *Albizia lebbeck*, *Pueraria phaseoloides*, *Lablab purpureus*, *Securigera varia*, *Delonix regia*, *Clitoria ternatea*, and *Spartium junceum* should receive high-priority attention; eight species were considered to require medium priority attention; seven low priority attention, and 20 taxa were classified as non-priority. The developed assessment model still needs further refinement, as seemingly innocuous species scored high and a potentially dangerous species (*Cassia fistula*) were classified in the non-priority category. We hope that this assessment model will work as a structured, low expert-dependent approach to identify the introduced species that require a further risk analysis to prioritize efforts for noxious plant management.

---

* Part of this work comes from the Bachelor's thesis of C. Sánchez-Blanco that was directed by F.J. Espinosa-García.

Key words: introduced weeds, invasive plants, naturalized species, residence time, risk analysis.

RESUMEN

La mayoría de las especies de plantas introducidas en México no han sido evaluadas para priorizar las acciones de gestión para erradicarlas o contenerlas o para mitigar los daños causados por invasiones de plantas nocivas. Se evaluaron 42 taxa (41 especies y una variedad) de malezas introducidas de la familia Leguminosae usando criterios empíricos y derivados de teoría, en el desarrollo de un modelo centrado en el comportamiento de las especies en el extranjero, su tiempo de residencia y las localidades ocupadas, y la presencia en México de los parientes congenéricos nativos y no nativos. Los datos se obtuvieron a partir de fuentes bibliográficas y de la base de datos "Malezas Introducidas en México" que incluye información de 11 herbarios de México. También desarrollamos un proceso de puntuación para calificar la expansión de las introducidas de acuerdo con tiempo de residencia y número de localidades ocupadas. Clasificamos a las leguminosas introducidas en cuatro categorías de prioridad de atención. *Albizia lebbeck*, *Pueraria phaseoloides*, *Lablab purpureus*, *Securigera varia*, *Delonix regia*, *Clitoria ternatea* y *Spartium junceum* deben recibir prioridad de atención alta; consideramos que ocho especies requieren una atención prioritaria media, y siete atención prioritaria baja. 20 taxa fueron clasificados como no prioritarios. El modelo de evaluación desarrollado todavía necesita un mayor refinamiento, ya que especies aparentemente inocuas obtuvieron puntajes altos y una potencialmente peligrosa (*Cassia fistula*) se clasificó en la categoría no prioritaria. Esperamos que el presente modelo de evaluación funcionará como una herramienta y con baja dependencia de expertos, para identificar a las especies introducidas que requieren un análisis de riesgo más completo para priorizar esfuerzos para el manejo de las plantas introducidas nocivas.

Palabras clave: análisis de riesgo, especies naturalizadas, malezas introducidas, plantas invasoras, tiempo de residencia.

INTRODUCTION

The invasion of natural communities by introduced species is one of the most serious threats to biodiversity and human economic interests, because invasive species displace or replace native species and cause large losses in crop and livestock

agroecosystems (Holm et al., 1991; Vitousek et al., 1996; Lonsdale 1999; Lockwood et al., 2001; Vilá et al., 2011). Although very few incoming species in a new area become problematic (Williamson and Fitter, 1996), the prediction of which species will be noxious is not yet accurate enough. This occurs in spite of intense research in characteristics of successful invasive species, characteristics of invaded areas, and the interaction among invasive species and invaded environments (Blackburn et al., 2011).

The arrival of exotic species into new territory, intentionally or inadvertently, is by trade and the constant movement of people and plant and animal products (Mack, 1996; Dehnen-Schmutz et al., 2007; von der Lippe and Kowarik, 2008). The risk that an introduced plant can escape, stabilize, and spread, depends on several interacting biological, environmental, and anthropogenic factors that restrict the final number of successful invaders (Wilson et al., 2007). When any exotic plant species establishes, it often takes a long time before it causes a problem ("lag phase"); this period varies from less than 20 years in annuals to over 300 for woody plants (Williamson, 1996; Groves et al., 2005). During the lag phase, evolutionary processes enable the species' following explosive range expansion ("expansive phase") (Williamson, 1996). Problems caused by invasive plants are usually detected at the expansive phase, but at this stage eradication is unviable and only very expensive contention or mitigation actions may be available (Rejmánek and Pitcairn, 2002). Thus, the identification of potentially dangerous introduced plant species becomes imperative besides the identification of exotic species to be excluded from entrance in a new territory. We use "introduced" to refer to exotic species growing without direct human help in natural or managed ecosystems.

Risk assessment models use empirical and theoretically derived criteria that can be useful in assessing introduced species. For example, invasive plant behavior (in the original and introduced ranges) and residence time in the new area, have been used to predict invasions and manage exotic or introduced species (Panetta and Mitchell, 1991; Mack et al., 2000; Meyer, 2000; Rejmánek, 2000; Heger and Trepl, 2003; Essl, 2007; Ricciardi and Cohen, 2007; Wilson et al., 2007; von der Lippe and Kowarik, 2008). In addition, useful exotic species become invasive more easily than non-useful ones, due to assisted propagation, pest protection, and increased propagule pressure (Williamson, 1996). Thus escaped crops, forages, ornamentals, and other horticultural species, account for more than 50% of naturalized species in several parts of the world (Grotkopp et al., 2010). Other important empirical criteria useful in predicting invasions, are unavailable from herbarium based information, for example, seedling growth rate, genome size, minimum generation time, and relative growth rate, among others (Grotkopp et al., 2002; Grotkopp et al., 2010).

Some hypotheses proposed to explain biological invasions can be useful to derive applied criteria in identifying potentially noxious invasive species. The "biotic resistance" proposes that native species in the community resist invasion by occupying all available niches leaving no space for newcomers, thus a negative relationship between native and introduced biodiversity is expected (Elton, 1958; Heger and Trepl, 2003). The "taxonomic affinity" or "phylogenetic repulsion" hypothesis (Mack, 1996; Lockwood et al., 2001; Strauss et al., 2006) predicts that the invasion success of a plant is inversely related with the number of close taxonomic relatives in the community to invade. A practical criterion derived from these hypotheses would be to qualify as more dangerous those exotic species expected to invade low diversity communities and/or those without close relative native species. However, evidence for both hypotheses has been inconclusive, thus they have not used firmly in predicting invasions (Espinosa-García et al., 2004a; Strauss et al., 2006).

Thus, although there are several empirical and theoretical approaches to explain biological invasions, there are practical limitations to predict which species will become noxious (Heger and Trepl, 2003; van Kleunen et al., 2010). This is a problem as efforts to control and/or eradicate exotic species are limited for the many introduced species established in a region, thus priorities have to be set (Randall et al., 2001).

After making an inventory of introduced species, one of the first steps to prioritize their management is to analyze their origin, introduction, distribution, and residence time (Huang et al., 2009; Wu et al., 2003), together with behavior abroad (Randall, 2002). For Mexico, in addition to studies of inventory and distribution patterns of introduced weeds at the national scale (Villaseñor and Espinosa-García, 2004; Espinosa-García et al., 2004a; 2004b; 2009), there are very few studies on distribution, abundance or importance for most introduced species the country (Espinosa-García et al., 2009). All those tasks are necessary in accordance with the National Strategy for Invasive Species in Mexico (Anonymous, 2010a). Although national experts identified 23 invasive plant species of potentially high impact to biodiversity in Mexico, they did it without a formal risk analysis (March Mifsut and Martínez Jiménez, 2007). Furthermore, most of the species mentioned in that publication are not present in the country or their presence in Mexico is only suspected. Thus, the risk assessment for more than 600 introduced species in Mexico (Espinosa-García et al., 2009) is pending. However, a full risk analysis (including potential distribution modeling) is a very difficult task for so many species. Thus, in this paper we are proposing a low expert-dependent assessment model to detect the potentially dangerous species to be assessed with a full risk analysis.

The purpose of this paper is to assess introduced legumes in Mexico with empirical and theory-derived criteria to identify potentially high-impact species using herbarium and bibliographic data. The family Leguminosae (s.l.) (Cronquist, 1981) has approximately 650 genera and 18,000 species worldwide; it is one of the most species-rich families in local floras. It occupies the third place with in the global exotic flora after Poaceae and Asteraceae (Pyšek, 1998). In Mexico, Leguminosae is the second most important family with 130 genera and approximately 1800 species (Sousa and Delgado, 1993); it also ranks second in importance in the flora of alien weeds with 36 genera and 57 species, representing 9.2% of introduced weeds (Villaseñor and Espinosa-García, 2004). This family has contributed the most damaging introduced weeds in Australia (Emms et al., 2005).

We expect that this assessment will serve as a first approach model to indicate the introduced species that require more extensive risk assessments in order to focus eradication, control, containment or mitigation efforts. We used empirical criteria on distribution, residence time, invasive behavior, and usage detailed in the methods sections. We obtained theory-derived criteria testing the hypothesis of phylogenetic repulsion; a negative relationship between native and introduced weed species within the same genus was expected. All species were scored for each criterion. The scoring for criteria was inspired in those used in various weed risk assessment models (*e.g.* Pheloung, 1999; Koop et al., 2012).

MATERIALS AND METHODS

The analysis was based on the 42 introduced legume species included in the "Malezas Introducidas in México" (MIM) database (Espinosa-García et al., 2000). Twenty-nine introduced legume species added to the introduced flora of Mexico after 2000, and therefore absent in the MIM database, were not included in this analysis (Appendix). We used the records in the MIM database obtained from 1164 specimens in the 11 Mexican herbaria, with the best representation of the flora of Mexico (Table 1).

For each herbarium specimen data were taken on locality (municipality and state), collection date, life form characteristics, and uses. Data were collected on the geographical origin, climatic affinity, and year of its first record in herbarium to estimate residence time for each species. Data not found on the specimens labels were obtained through literature or online searches. We verified the identification of each specimen using reliable botanical descriptions and diagnostic traits obtained from various sources (Espinosa-García et al., 2000)

Table 1. Herbaria consulted for the "Malezas Introducidas en México" (MIM) database (Espinosa-García et al., 2000). The numbers of specimens included in the third column correspond to different dates, and they are included just to give an idea of the size of the collections. Thus, the numbers in the third column do not represent the size of the collections consulted in 2000 for the MIM database.

Herbarium	Acronym	Number of specimens
The National herbarium at the Institute of Biology, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City	MEXU	1,330,000 in 2012; aprox. 1,000,000 in 2000 (M. Sousa, personal comunication, 2012)
National School of Biological Sciences, Instituto Politécnico Nacional, Mexico City	ENCB	1,050,000 in 2012; aprox. 750,000 in 2000 (R. Fernández Nava, personal comunication, 2012)
Institute of Botany (IBUG) at the Universidad de Guadalajara, Guadalajara, Jalisco	IBUG	130,000 (Dávila, 1992)
Colegio de Posgraduados in Montecillo, State of Mexico	CHAPA	85,000 (Dávila, 1992)
Center for Scientific Research of Yucatan, A. C. (CICY), Mérida, Yucatán	CICY	70,000 (Anonymous, 2010b)
Faculty of Sciences of the Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City	FCME	44,000 (Dávila, 1992)
Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, Saltillo, Coahuila	ANSM	40,000 (Dávila, 1992)
Universidad Autónoma de Querétaro, Santiago de Querétaro, Querétaro	QMEX	33,000 (Serrano Cárdenas, 2010)
Faculty of Sciences of the Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Baja California	BCMEX	20,000 (Delgadillo, 2008)
Faculty of Biology of the Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán	EBUM	12,187 (Chávez, 2010)
College of Agriculture of the Universidad Autónoma de Sinaloa, in Culiacán, Sinaloa	UAS	12,000 (Vega Aviña, 2000)

We used the number of native and introduced weed species within the same genus to determine whether a negative correlation between these groups of weeds occurred as predicted by the phylogenetic repulsion hypothesis. To this end we obtained a list of native weed species in the Leguminosae from the Weed Catalog of Mexico (Villaseñor and Espinosa-García, 1998). Native non-weed species were excluded because the disturbed environments colonized by introduced species are those occupied by native weeds. In those environments, native non-weed species are frequently absent and biotic interactions occur mainly between weedy groups (Espinosa-García et al., 2004a).

Criteria for the assessment of introduced species

The evaluation of the naturalized species requires a risk analysis similar to those used to assess the ban on entry of a species to a country. Naturalized species are assessed for current or potential damage to natural or modified ecosystems. The assessment is done through a number of attributes related to their behavior in their places of origin and their introduced ranges; the presence of close relatives in the settled area and the presence invasive close relatives in other parts of the world; its residence time, and the number of localities and habitats occupied in the invaded country. Australians have rating scales for naturalized species according to their importance and current and potential effects on wild and managed ecosystems (Groves et al., 2005). In Mexico, knowledge of the effects of naturalized species is very limited and information is available for very few species (Espinosa-García et al., 2009), making it impossible to apply the Australian scales to assess weeds naturalized in Mexico. Thus, we only used herbarium and literature information as a first approach to prioritize species to avoid potential problems.

Scores were assigned to species according to a) behavior abroad; b) residence time and expected distribution; c) number of habitat types occupied reported in Mexico; d) growth form; e) number of climate types in which it was detected; f) presence of native weeds and invasive relatives within the same genus. Scores for each item were assigned as described below.

For the first criterion, we classified the introduced legumes' behavior in the world according to the World Weed Compendium (Randall, 2002), assigning values for each category: W (Weed) = 0.5; NW (noxious weed) = 1, N (Naturalized) = 0.25, I (Introduced) = 0.25; GE (Garden Escape) = 0.25; EW (Environmental Weed) = 1, EC (Escaped Crop) = 0.25, CI (Casual Invasive) = 0.5.

For the second criterion, we assigned scores according to the magnitude of the residuals of the equation for expected values obtained by correlating residence time

and number of localities recorded for all species (Fig. 2b). The rating was calculated according to the deviation of the observed data from the confidence limits of the expected values for each species. The score was 0 if the residuals for the species fell within the confidence limits of the regression line (Fig. 2b). If the residual exceeded the value of the upper confidence limit one to two times, the score was 1; if the residual exceeded two to three times the upper confidence limit, it was 1.5; if the residual exceeded the limit four or more times, the score was 2. For residual values smaller than the lower confidence limit, the score was -1, if the residual was two to three times smaller than the lower confidence limit, the score was -1.5, and if the residual was four or more times smaller than the lower confidence limit, the score was -2.

For the third criterion (habitat breadth), we assigned a value according to the number of habitat types where the species has been recorded. The score was 0 for species recorded in a single habitat type; for species reported in two to four habitat types, 2; the score was 3 if the number of reported habitat types were five to seven, and 3 when they were eight to eleven habitat types. We recognized 11 habitat types: wet areas (WA), disturbed areas (DA), ruderal (R), secondary or disturbed vegetation (SVD), freshwater (FW), shores of salty water (SSW), cropland for annuals (CA), cropland for perennials (CP), natural vegetation (VN), livestock areas (LA) and gardens and meadows (GM). This criterion was based on Bradshaw et al. (2008), who found that in legumes, herbs and vines occupying multiple habitat types were more likely to become invasive.

For the fourth criterion, we assigned values to life forms: 0 for woody perennials (trees and shrubs); 1 for herbaceous plants, and 2 for vines or climbing herbs. Growth habit has been associated with serious damage, mainly with vines or climbing plants (Phillips et al., 2010) or with leguminous trees (Emms et al., 2005).

In the fifth criterion, we assigned 0 to the species occupying areas with one kind of climate and 1 when occupying two or more. We only were able to consider broad climate type categories due to the scarcity or vagueness of climate data on herbarium specimen labels, tropical (A in Köppen's classification), dry (Köppen's B), temperate (Köppen's C), and cold (Köppen's H).

For the sixth criterion we scored -1 for introduced species with close native relatives (within the same genus); a score of 1 to species without close native relatives; 1 for introduced species with introduced relatives, and 0 to introduced species without introduced relatives. These scores were assigned after the analysis performed with introduced and native luminous weeds, where we found patterns (see the results section) mostly consistent with the phylogenetic repulsion hypothesis (Mack, 1991; Lockwood et al., 2001; Strauss et al., 2006).

We correlated the partial sums for criterion groups (behavior abroad, residence time and distribution, and taxonomic affinity) to determine if they were redundant. The species were classified according to the sum of their scores: low-priority attention (L), 1 to 3.5; medium priority (M), 4 to 6.25, and high priority (H), 6.5 to 11.5. The scores for all criteria were based on non-proportional ordinal scales to estimate qualitatively the characteristics used for risk assessment (Randall et al., 2001; Ricciardi and Cohen, 2007).

RESULTS AND DISCUSSION

Introduced legumes are a very diverse group in terms of taxonomic composition, origins, uses and distribution in Mexico (Table 2). The 42 analyzed taxa are distributed in nine genera in three subfamilies: Caesalpinioideae (eigth species); Papilionoideae (31 species and one variety), and Mimosoideae (two species). The leguminous introduced species not considered in this analysis include eight in Caesalpinioideae, 19 in Papilionioideae, and four in Mimosoideae (Appendix). Thus, the subfamily Mimosoideae is strongly underrepresented in the MIM database, as 66.7% of the known introduced species in Mexico for this group were not included there.

Today Mexican herbaria have the best collection of plant specimens collected in Mexico. However, all herbaria, except the Herbario Nacional (MEXU), have information mainly from the 1960's to the present. Although MEXU herbarium was formed with three late nineteenth century herbaria, most specimens in its collection were obtained during and after the 1970's. Mexico's historical collections are in European and United States herbaria; the oldest studied is that of W. Houstoun (with 1731 Veracruz and Campeche specimens), deposited in the British Museum (BM) (Rzedowski et al., 2009). The most complete collection of Mexican plants collected before the 1960's is at the Smithsonian Institution herbarium (US) in Washington. This herbarium has nearly 100,000 Mexican specimens, most of them without duplicates in Mexican institutions. We were not able to revise these foreign herbaria. Therefore, residence times are underestimated, especially for species naturalized in Mexico before 1950; it is difficult to know the degree of underestimation, as many botanists (especially in the first half of the 20th century and before) purposefully ignored weeds or disturbed environments. By the time that "Malezas Introducidas en México" (MIM) database was obtained (Espinosa-García et al., 2000), we estimate that the 11 revised herbaria had more than 2,200,000 specimens, but for 2012, they had more than 2,900,000 (Table 1). Herbaria other than MEXU, which has the best

representation of the Mexican flora, were selected for their regional representation, especially when they were located in large agricultural regions or at agronomy universities, e.g. CHAPA, ANSM, UAS (Table 1). Thus, the MIM database is a representative sample of weeds in Mexico.

We will describe and discuss some general features for the analyzed species before we continue to the results and discussion for scoring and evaluation.

Origin

Most analyzed species (95%) come from the Old World (Africa, Asia and Europe), and the rest come from the Americas or Oceania (Tables 1, 2). Most species in the subfamily Papilionoideae originated in the Old World; their herbarium records span are 6 to 100 years old. The Mimosoideae have origins in Oceania and Asia, with early herbarium records from 60 years ago. The Caesalpinoideae come from the Old World and South America, and is the most recently detected subfamily according to their herbarium records (Table 1).

Bibliographic sources sometimes refer to origins in specific continents or regions, and frequently in “the Old World” thus, it is not possible to make a thorough analysis as to the origin of most species. The predominance of Old World species could be explained because during the colonial period Spaniards traded and exchanged plants with Europe and Asia. During this time the main supply bases were the Española Island and Cuba, which in turn received commodities from Europe and Africa (Challenger, 1998). The Nao of China was another important way for species introductions from eastern Asia that were transported to New Spain via Acapulco. The Spaniards also introduced livestock, fodder and crops intentionally, and accidentally, plant propagules as stowaways on animals or fodder and as contaminants in crop seeds. Propagules are still introduced accidentally to Mexico in grain and seeds shipments from North America, South America and Europe (Calderón and Espinosa-García, 1997).

Use

All analyzed species have at least one use (Table 2), which suggests that most of them were introduced purposefully into Mexico. The main uses for introduced Caesalpinoideae species are ornamental, medicinal, forage and food (Table 3). Most forage species are in the Papilionoideae (65.6%); ornamentals are in the Mimosoideae (2 species only), Caesalpinoideae (100%) and Papilionoideae (28.1%). Medicinal legumes represent 19.1% and the food species 21.4%. Legumes used as green manure or that are toxic are rare (Table 2. Several species have multiple uses, for

Table 2. List of the assessed adventive Leguminous, origin, usage, climatic affinity, number of states and municipalities where the species has been recorded, date for first herbarium record and growth habit. NA = Not Available.

Species	Origin	Usage	Climatic affinity	Number of states	Number of municipalities	First record (years to 2000)	Growth habit
Subfamily Caesalpinioideae							
Bauhinia variegata L. (BAUVA)	Asia	Ornamental	Tropical, temperate	11	17	1941 (59)	Tree
Cassia fistula L. (CASFI)	Asia	Ornamental, medicinal	Tropical	8	13	1753 (247)	Tree
Cassia javanica L. (CAJAV)	Asia	Ornamental, medicinal	Tropical	1	1	1976 (24)	Tree
Cercis siliquastrum L. (CERSI)	Asia, Europe	Ornamental	Tropical, temperate	1	1	1963 (37)	Tree
Delonix regia (Bojer) Raf. (DELRE)	Africa	Ornamental, building	Tropical	13	30	1900 (100)	Tree
Senna didymobotrya (Fresen.) Irwin & Barneby (SENDI)	Africa	Ornamental	Tropical	8	18	1971 (29)	Shrub
Senna siamea Lam. (SENSI)	Asia	Ornamental	Tropical	2	4	1947 (53)	Tree
Tamarindus indica L. (TAMIN)	Asia	Food, ornamental, medicinal	Tropical	14	36	1787-1803* (213)	Tree
Subfamily Papilionioideae							
Alysicarpus ovalifolius (Schumach) J. Léonard. (ALYOV)	Africa, Asia	NA	Tropical	1	1	1971 (29)	Herb

Table 2. Continuation.

Species	Origin	Usage	Climatic affinity	Number of states	Number of municipalities	First record (years to 2000)	Growth habit
Alysicarpus vaginalis (L.) DC. (ALYVA)	Asia	Forage, medicinal	Tropical	6	8	1955 (45)	Herb
***Arachis hypogaea* L. (ARAHY)	South America Apparently introduced to Mexico since 1300 A.D.	Food, medicinal	Tropical	10	9	1900* (100)	Herb
Cajanus cajan (L.) Millsp. (CAJCA)	Africa, Asia	Ornamental, Food	Tropical	13	25	1787-1803* (213)	Tree
Clitoria ternatea L. (CLITE)	Africa	Ornamental	Tropical	13	20	1961 (39)	Herbaceous vine
Securigera varia L.(SECVA)	Africa	Poisonous, ornamental	Temperate	1	3	1984 (16)	Herbaceous vine
Crotalaria pallida Aiton (CROPA)	Old World	ND	Temperate	4	10	1969 (31)	Herb
Crotalaria retusa L. (CRORE)	Old World	Food	Tropical, temperate	11	26	1900 (100)	Herb
Indigofera hirsuta L. (INDHI)	Old World	Sometimes toxic, forage	Tropical	7	10	1900* (100)	Shrub
Lablab purpureus L. Sweet. (LABPU)	Africa	Ornamental, food, forage	Tropical, temperate	9	8	1966 (34)	Herbaceous vine

Table 2. Continuation.

Species	Origin	Usage	Climatic affinity	Number of states	Number of municipalities	First record (years to 2000)	Growth habit
Lathyrus latifolius L. (LATLA)	Europe	Ornamental	Temperate	1	1	1982 (18)	Herbaceous vine
****Lathyrus tingitanus* L. (LATIN)	Europe	Forage, ornamental	Temperate	2	2	1986 (14)	Herbaceous vine
Medicago lupulina L. (MEDLU)	Asia, Europe	Forage, green manure	Tropical, temperate	17	35	1787-1803* (213)	Herb
Medicago polymorpha L. *var. polymorpha.* (MEDPVP)	Old World	Forage, medicinal	Temperate	14	31	1787-1803* (213)	Herb
Medicago polymorpha L. *var. vulgaris* (Benth) Shinners (MEDPV)	Asia, Europe	Forage	Temperate	13	25	1787-1803* (213)	Herb
Medicago sativa L. (MEDSA)	Africa, Asia, Europe	Forage, medicinal	Temperate, hot	21	46	1787-1803* (213)	Herb
Melilotus albus Medic. (MELAL)	Asia, Europe, Mediterranean Region	Forage, green manure and for honey	Temperate, hot	22	28	1964* (36)	Herb
Melilotus indicus (L.) All. (MELIN)	Mediterranean Region	Forage	Temperate, hot	21	53	1946* (54)	Herb
Melilotus officinalis (L.) Lam. (MELOF)	Asia, Europe	Forage	Temperate	6	8	1915* (85)	Herb

Table 2. Continuation.

Species	Origin	Usage	Climatic affinity	Number of states	Number of municipalities	First record (years to 2000)	Growth habit
Pueraria phaseoloides (Roxb.) Benth. (PUEPF)	Asia, Oceania	Forage	Tropical	5	8	1977 (23)	Herbaceous vine
Pisum sativum L. (PISSA)	Asia, Europe, Mediterranean Region	Comestible, forage	Tropical, temperate	8	10	1787-1803* (213)	Herbaceous vine
Sesbania grandiflora (L.) Pers. (SESGRA)	Asia, Oceania	Ornamental, forage, food	Tropical	2	4	1980 (20)	Tree
Spartium junceum L. (SPAJU)	Mediterranean Region	Ornamental, textile, medicinal	Tropical	4	6	1909 (91)	Shrub
Sutherlandia frutescens (L.) R. Br. (SUTFRU)	Africa	Medicinal, frnamental	Tropical	6	9	1891 (109)	Shrub
Trifolium dubium Sibth. (TRIDU)	Europe	Forage	Temperate, cold	2	3	1973* (27)	Herb
Trifolium pratense L. (TRIPRA)	Asia, Europe	Forage	Temperate, hot	4	6	1970* (30)	Herb
Trifolium repens L. (TRIRE)	Asia, Europe	Forage	Temperate, cold	19	31	1963* (37)	Herb
Vicia angustifolia L. (VICAN)	Europe	Forage	Cold	1	1	1980* (20)	Herbaceous vine
Vicia faba L. (VICFA)	Africa, Asia, Mediterranean Region	Food, green manure, forage	Temperate	8	12	1968* (32)	Herb

Table 2. Continuation.

Species	Origin	Usage	Climatic affinity	Number of states	Number of municipalities	First record (years to 2000)	Growth habit
Vicia sativa L. (VISAT)	Europe	Forage	Temperate, hot	13	22	1900* (100)	Herbaceous vine
Vicia villosa Roth. (VICVI)	Europe	Forage	Temperate	2	2	1993*? (7)	Herbaceous vine
Vigna unguiculata (L.) Walp. (VIGUN)	Asia	Forage, food	Tropical	11	12	1900* (100)	Herbaceous vine
Subfamily Mimosoideae							
Acacia melanoxylon R. Br. (ACMEL)	Oceania	Ornamental, silvicultural	Tropical, temperate	3	4	1956 (44)	Tree
Albizia lebbeck (L.) Benth. (ALBLE)	Asia	Ornamental	Tropical	14	24	1947 (53)	Tree

* Species introduced during the colonial period (XVI-XVIII) as crop or Forage (Challenger, 1998; Blanco Fernández de la Caleya et al., 2010). Some of them were probably introduced by accident with fodder, on livestock or among crop seeds (such as wheat or alfalfa), as it actually occurs in Mexico (Calderón and Espinosa-García, 1997).
** *Arachis hypogaea*, archeological evidence for this crop was found in Tehuacán, Puebla aroundl 1300 A.D. All species in this genus are of South American origin, thus *A. hypogaea* was introduced early in Mexico.
*** *Lathyrus tingitanus,* apparently was introduced in 1907 as ornamental; Its escape from cultivation or naturalization date is not properly recorded as the three herbarium specimens from apparently wild plants date from 1986.

Table 3. Recorded use for adventive leguminous species in Mexico. Some species have multiple uses.

Uses	% Caesalpinoideae n = 8	% Papilionoideae n = 32	% Mimosoideae n = 2	Total % n = 42
Food	12.5	25	0	21.4
Forage	0	65.6	0	50
Green manure	0	9.4	0	7.1
Medicinal	37.5	15.6	0	19.1
Ornamental	100	28.1	100	26.2
Other	12.5	6.3	50	9.5

example *Tamarindus indica*, whose fruit pulp is used to make syrups, preserves, juice concentrates, sweets, and sauces. This tree is also ornamental and medicinal; its seeds are used for necklaces, earrings and crafts. Other species such as *Arachis hypogaea*, *Lablab purpureus*, *Sesbania grandiflora*, *Spartium junceum*, and *Vicia faba* are also species with more than one use (Table 2).

The usefulness of these plants has probably been important in their introduction, facilitating their establishment and dispersal in the country. They are imported, planted in different places and then these plants escape into the wild (Emms et al., 2005; Huang et al., 2009). In South Africa, introduced ornamentals disseminated faster than introduced species with other uses (Wilson et al., 2007). Another advantage for introduced ornamentals and crops is the continued introduction of new genetic material, hybrid formation and selection of new varieties, which increase the likelihood of adapted local biotypes (Essl, 2007; Wilson et al., 2007). In Britain, the ornamental species introduced by the horticultural industry have had a major impact on the invasions, as they are favored by frequent low prices and high market availability, which translates into a large propagule pressure (Dehnen-Schmutz et al., 2007).

Climate affinity

Introduced legumes in Mexico are mainly from tropical climates. All species of the subfamily Caesalpinoideae and a third of Papilionoideae originated in areas with these climate conditions. Few species in the Mimosoideae and Caesalpinoideae grow in both tropical and temperate climates. The Papilionoideae grow in a wider range of climatic conditions than the other two subfamilies (Anonymous, 1979) (Table 4). The distribution of the introduced legumes in Mexican climatic areas agrees

Table 4. Climate of origin of the introduced Leguminosae in Mexico.

Climate	% Caesalpinoideae n = 8	% Papilionoideae n = 32	% Mimosoideae n = 2
Tropical	75	34.4	50
Temperate	0	28.1	0
Temperate-hot	0	15.6	0
Tropical and temperate	25	12.5	50
Temperate-cold	0	6.3	0
Cold	0	3.1	0

with the homoclimate hypothesis (Panetta and Mitchell, 1991) as species of tropical origin have been registered in tropical areas of Mexico, and those of temperate origin in temperate areas the country (Sánchez-Blanco, 2003).

Taxonomic affinity and the phylogenetic repulsion hypothesis

In Mexico legume weeds are represented by approximately 159 native species (Villaseñor and Espinosa-García, 1998) and 72 introduced species (41 in the MIM database and 31 in the appendix). The subfamily of legumes best represented in both introduced and native weeds is Papilionoideae, with 69.4% and 66.7% respectively, followed by Caesalpinoideae (22.2% introduced, 12.6% native) and Mimosoideae (8.3% introduced, 20.7% native). Legume weeds are found in 75 genera in Mexico, including 12 that share native and introduced species (Table 5).

Of the legume genera reported in Mexico, 52% have only native weed species, 32% have introduced weeds only, and those with both types of species represent 16%. The fact that most genera (63) have either native or introduced weeds is consistent with the phylogenetic repulsion hypothesis, which predicts that introduced species success correlates negatively with the presence of related native species. According to this hypothesis, we should expect 100% of the genera have only introduced or native species. Our data indicate that there are 12 genera with both types of species. Even with this number of genera with species of both types, the obtained distribution differs from the null hypothesis in which the expected frequency would be equal proportions for the three genera categories ($\chi 2 = 19.53$, df 2, $p < 0.0001$).

For genera with both types of species, the phylogenetic repulsion hypothesis predicts an inverse relationship between the frequency of native and introduced species in the same genus. There is no detectable pattern in the incidence of native and

Table 5. Number of native and adventive species in Leguminous genera with both types of species.

Subfamily	Genus	Native	Adventive
Caesalpiniaceae	*Bauhinia*	1	1
Caesalpiniaceae	*Caesalpinia*	1	2
Caesalpiniaceae	*Senna*	9	7
Fabaceae	*Clitoria*	1	1
Fabaceae	*Crotalaria*	9	3
Fabaceae	*Indigofera*	1	2
Fabaceae	*Lathyrus*	1	3
Fabaceae	*Sesbania*	3	3
Fabaceae	*Trifolium*	3	3
Fabaceae	*Vicia*	3	4
Mimosaceae	*Acacia*	11	2
Mimosaceae	*Mimosa*	9	1

introduced within the same genus (Spearman rank correlation $r = 0.26$, $p = 0.86$). In *Crotalaria, Acacia*, and *Mimosa*, native species prevail clearly with a ratio native/introduced of 3 to 9 (Table 5). In five genera (*Caesalpinia, Indigofera, Lathyrus*, and *Vicia*) introduced species prevail over the natives, although in smaller proportions (0.5 to 0.33). Possibly, the number of legume genera with both types of weed species was not large enough to test the phylogenetic repulsion hypothesis adequately. This hypothesis has been tested at the scale habitat or communities. For example, Strauss et al. (2006) found that in California grasslands, the introduced Poaceae species with high ecological impact are phylogenetically more distant to native grasses than the low impact introduced grasses. Another possibility to explain the failed test is that native and introduced species within the same genus are not occurring within the same plant community, a pattern that we could not detect with our data.

Overall, we found that most legume genera either have native or introduced weed species. This is consistent with the phylogenetic repulsion hypothesis and the findings made in floras of different areas of the United States (Mack, 1991; Lockwood et al., 2001; Strauss et al., 2006).

Residence time and distribution

Specimens of introduced Leguminosae in Mexican herbaria date from 1900 to 1993. The year with most first records was 1900 (8 species) and then few records

of new species appeared until 1960 (Fig. 1). From the late 1960's to the 1980's there is a steep linear increase in the number of newly detected introduced species, which apparently stopped in 1993. This pattern probably reflects the botanical activity in Mexico more than the species introduction rate. A similar pattern was found in Taiwan, where there were two periods of increased introduced detection (1910-1930 and 1970-2000) with no species detected from 1930 to 1960 (Wu et al., 2003).

Massive plant introductions occurred in Mexico during the colonial period (Challenger, 1998), but we have no precise information on the introduction date for each species. For example, the Spaniards must have introduced many species, deliberately or accidentally, with their cattle, crops and agricultural technology (Challenger, 1998). The species that very likely were introduced in this period are identified in the following residence time analysis. As most of the collections of weeds in Mexico are recent (1950's to present), and foreign herbaria with historical Mexican plant collections were not included in this study, it is likely that residence time and accumulation rate are underestimated, especially for species naturalized in Mexico before the twentieth century.

The 1900 specimens represent forage species or those associated with livestock or crop seeds; they probably were introduced from the sixteenth to eighteenth centuries. Apparently, most ornamental species were introduced after the forage plants in the early 1950. This is consistent with reports by Dehnen-Schmutz et al. (2007) in

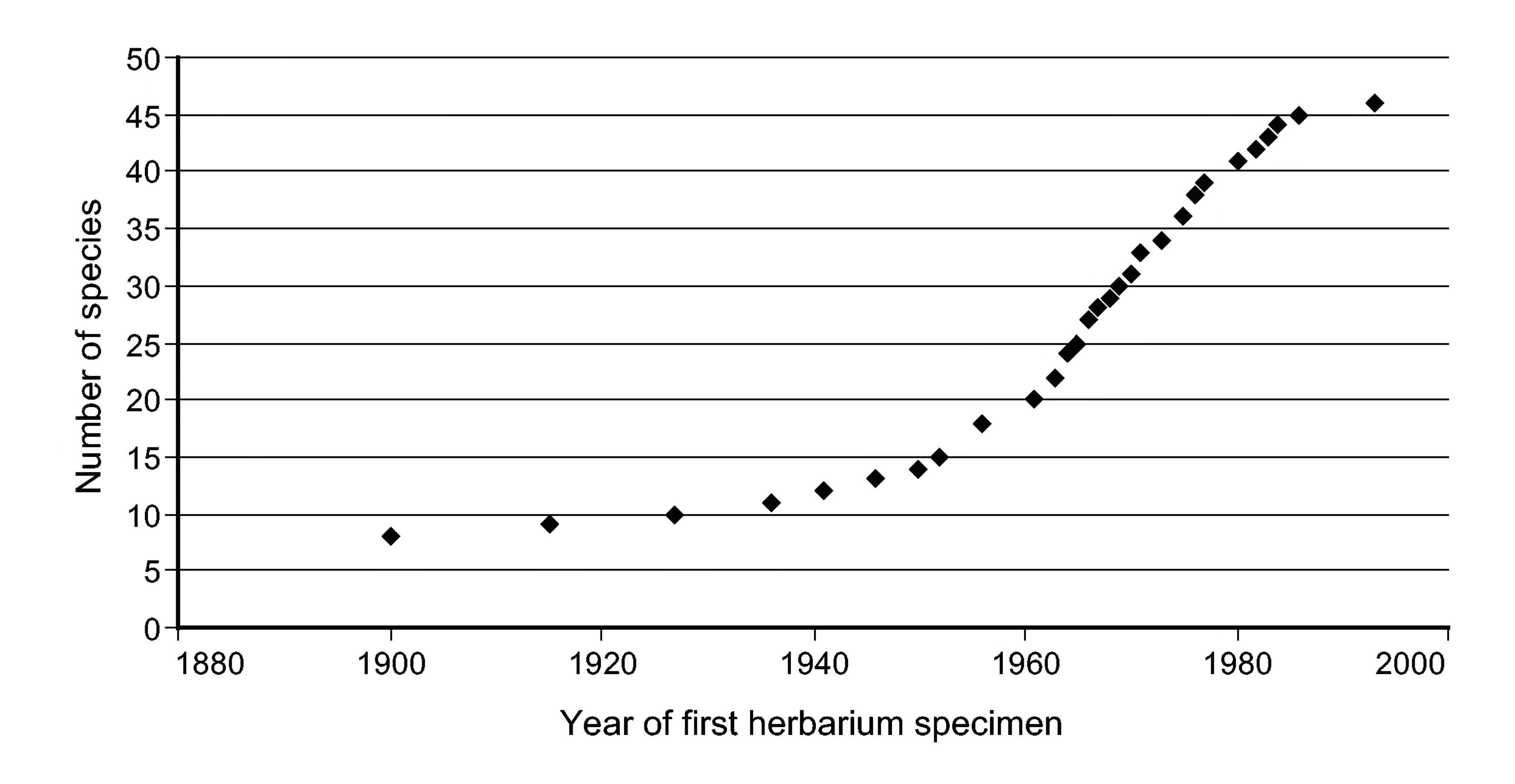


Fig. 1. Number of adventive species detected 1900-1993.

Britain, where introduced species are mostly ornamental. The pattern of ornamental introduced species accumulation detected from herbarium specimens in South Africa is different from what we found; there, exponential accumulation of the ornamental species occurred around 1840 and probably ended in 1950 (Wilson et al., 2007).

Very few new legume introduced species were detected in Mexico from 1993 to 2002 (Espinosa-García et al., 2009, Appendix). This contrasts with the pattern found in Australia, where the introduction of species increased 10% per year (Groves et al., 2005). The scarcity of new records in that period could be due to a reduced weed collection, a long time elapsed from specimen collection, to inclusion in herbaria, a very slow new species introduction rate, or all of the above.

The correlation between the number of localities for a species and the years since its first herbarium record is significant (r = 0.39, p = 0.012) (Fig. 2a). This suggests that the earlier the first record, the wider the distribution. However, there are many species outside of the model confidence limits, some with more localities than the expected and vice versa. Most species have residence times of 22 to 47 years and occupy up to 50 localities (Fig. 2a). We suggest that many species with wider distribution than expected most likely were introduced during the colonial period (sixteenth to eighteenth centuries). These early introductions are not documented in herbaria with specimens, and their modern specimen's dates distort the regression analysis. Therefore, we decided to make the residence time analysis only for post-colonial introduced species.

The residence time correlation with the number of localities for species introduced between the 16^{th} and 18^{th} (Table 1) was not significant. Apparently, this group of herbaceous species did not become problematic after more than 200 years of its introduction. This time is much longer than the duration of the noxious invasives lag phase ranging from 20 to 54 years in herbs and from 80 to 300 years trees (Mack, 1981; Kowarick, 1995; Groves, 2006). Invasive neophytes in Spain occupied their potential distribution completely in 143 years on average (Gasso et al., 2010), which is consistent with the 150 years (or possibly twice) estimated in Ireland, Britain Germany and the Czech Republic (Williamson et al., 2009). In tropical climates the lag phase time between introduction and first evidence of dispersion for 23 species in Hawai'i, was 5 years for herbs and 14 years trees (Daehler, 2009).

For the species introduced after the 18^{th} century, the correlation for residence time and number of localities was significant (r = 0.53, p = 0.012) (Fig. 2b). The R^2 of this regression model is 0.28, thus, the variation explained by residence time is 28%. This value is not as high as 39 and 44% obtained by Ahern et al. (2010) in Michigan and California, but it is higher than 23% the obtained by Wu et al. (2003).

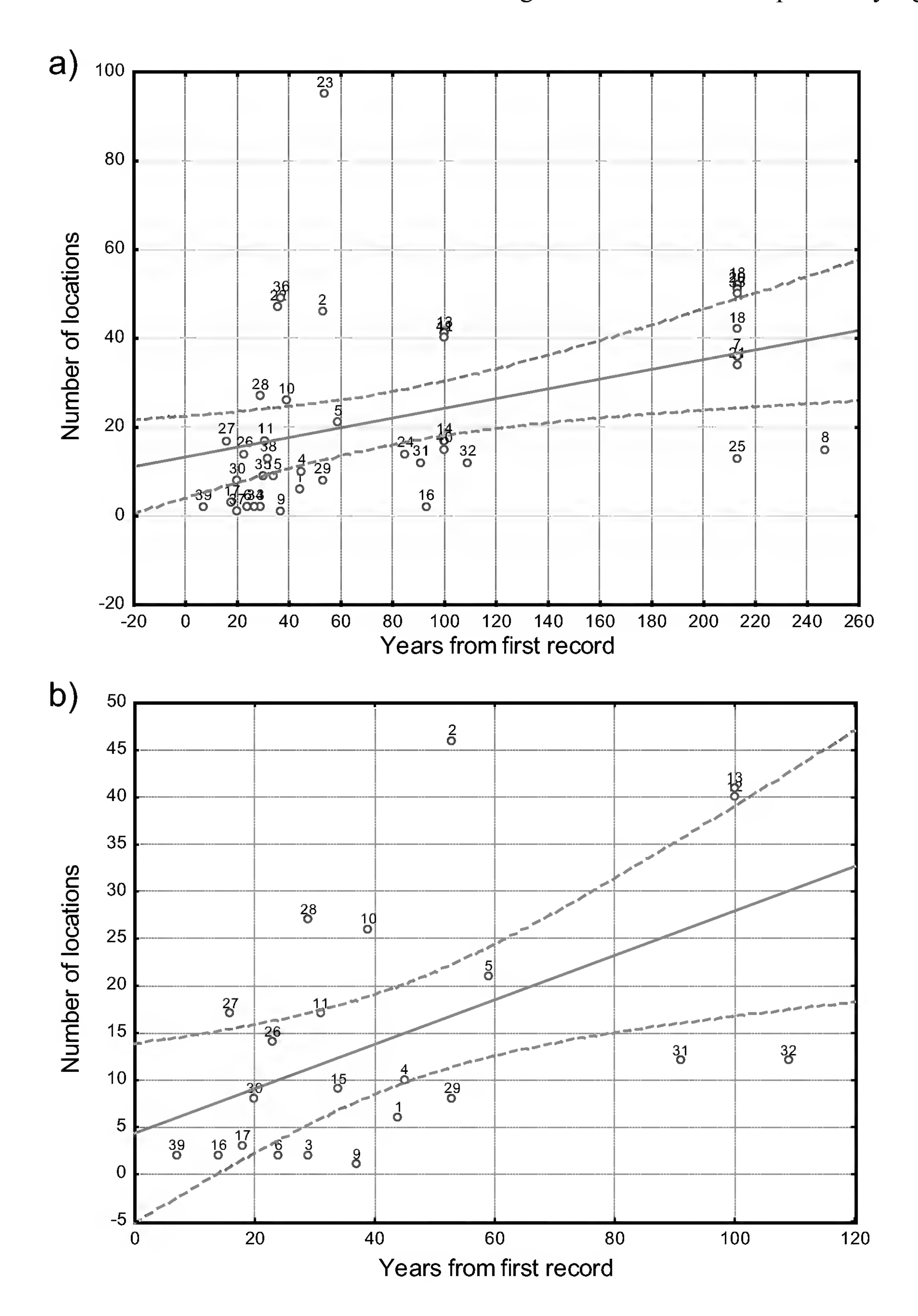


Fig. 2. Correlation between Number of localities in herbarium specimens vs residence time (years elapsed to 2000 since first herbarium record) a) All species (r = 0.39, p = 0.012); b) Regression excluding species introduced during the colonial period (1500-1800), (r = 0.53, p 0.012). The areas between curve lines represent 95 % of the confidence limits. Full names for acronyms are in Table 1 (1 ACMEL, 2 ALBLE, 3 ALYOV, 4 ALYVA, 5 BAUVA, 6 CAJAV, 7 CAJCA, 8 CASFI, 9 CERSI, 10 CLITE, 11 CROPA, 12 CRORE, 13 DELRE, 14 INDHI, 15 LABPU, 16 LATIN,17 LATLA, 18 MEDLU, 19 MEDPV, 20 MEDPVP, 21 MEDSA, 22 MELAL, 23 MELIN, 24 MELOF, 25 PISSA, 26 PUEPF, 27 SECVA, 28 SENDI, 29 SENSI, 30 SESGRA, 31 SPAJU, 32 SUTFRU, 33 TAMIN, 34 TRIDU, 35 TRIPRA, 36 TRIRE, 37 VICAN, 38 VICFA, 39 VICVI, 40 VIGUN, 41 VISAT).

The increase in number of localities according to residence time is a well established pattern in plant invasions (Rejmánek and Richardson, 1996). Our results agree with this pattern (Fig. 2b) and those obtained with South African plants (Wilson et al., 2007); with invasive ornamental species in Great Britain (Dehnen-Schmutz et al., 2007), and introduced leguminous species in Taiwan (Wu et al. 2003). However, some introduced legumes in Mexico with short residence times now occur in many states; other species, despite having longer residence time, have been reported in few localities (Fig. 2b). Wilson et al., (2007) and Wu et al. (2003) also reported these kinds of discrepancies.

Species within the confidence limits in the regression with few occupied localities (Fig. 2b), are probably in lag phase (Williamson, 1996; Crooks, 2005); those species could be candidates for successful eradication. The species that could be more worrisome are those expanding faster than expected. However, our data for specific introduced species could be biased by the botanical collection because many botanists have been more interested in collecting native non-weed species than introduced weeds. Thus, instead of focusing in individual species data points, we used the regression model residuals to score the species by estimating their spread rate relative to their residence time.

Priority of attention estimation for introduced leguminous species in Mexico

Priority was estimated by obtaining partial sums for criteria groups (behavior abroad, residence time and distribution, and taxonomic affinity) and then adding these partial sums with the growth habit score (Tables 6, 7, 8). The criteria groups had no significant correlations among them. The total scores sum was obtained for each species (Table 8); then, the species were sorted according to their total to rank each one.

Introduced legumes in Mexico from the MIM database are considered elsewhere in the world (Randall, 2002) as naturalized, 42 (41 species and 1 variety); weed, 41; introduced weed, 26 environmental weed, 21; crop escape, 18; garden escape, 13; invasive casual, 10, and noxious species, 7 (Table 6). The behavior of weeds in other parts of the world has been used as an indicator of the potential behavior of the species in a new area (Rejmánek, 2000); however, the history of the species is not a completely reliable predictor (Rejmánek and Richardson, 1996). Moreover, the behavior of weeds abroad was not correlated with the criterion group of residence time and distribution, indicating that behavior of species abroad might not be a reliable predictor of the introduced Leguminosae behavior in Mexico. Thus, the score sum obtained for the species' behavior abroad, and for the other criterion

Table 6. Attributes used to assess Priority of Attention (PA). Behavior Abroad (BA), obtained from Randall (2002): W = Weed; NW = Noxious Weed; N = Naturalized; I = Introduced; GE = Garden Escape; EW = Evironmental Weed; CE = Crop Escape; CI = Casual Invasive; SBA = Score Behavior Abroad; GH = Growth Habit; SGH = Score of Growth Habit.

	BEHAVIOR ABROAD									GH
SPECIES	W	NW	N	I	GE	EW	CE	CI	SBA	SGH
Albizia lebbeck	0.5	1	0.25	0.25	0.25	1	0.25	0	3.5	1
Pueraria phaseoloides	0.5	1	0.25	0	0	1	0.25	0	3	2
Lablab purpureus	0.5	0	0.25	0	0	1	0	0.5	2.25	2
Securigera varia	0.5	0	0.25	0.25	0.25	1	0	0	2.25	2
Delonix regia	0.5	0	0.25	0	0.25	1	0	0	2	0
Clitoria ternatea	0.5	0	0.25	0.25	0.25	1	0	0	2.25	2
Spartium junceum	0.5	1	0.25	0.25	0	1	0.25	0	3.25	0
Crotalaria retusa	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0	0.75	1
Acacia melanoxylon	0.5	1	0.25	0.25	0.25	1	0.25	0	3.5	1
Bauhinia variegata	0.5	1	0.25	0.25	0.25	1	0.25	0	3.5	0
Lathyrus latifolius	0.5	0	0.25	0.25	0.25	1	0.25	0	2.5	2
Senna didymobotrya	0.5	1	0.25	0.25	0.25	0	0.25	0	2.5	0
Alysicarpus vaginalis	0.5	0	0.25	0.25	0	0	0	0	1	1
Alysicarpus ovalifolius	0.5	0	0.25	0.25	0	0	0	0	1	1
Lathyrus tingitanus	0.5	0	0.25	0	0	1	0.25	0	2	2
Crotalaria pallida	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0.5	1
Sesbania grandiflora	0.5	0	0.25	0.25	0	1	0	0.5	2.5	0
Cassia javanica	0.5	0	0.25	0	0	0	0.25	0	1	0
Sutherlandia frutescens	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0	0.75	0
Vicia villosa	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0	0.75	2
Cercis siliquastrum	0.5	0	0.25	0.25	0	0	0	0.5	1.5	0
Senna siamea	0.5	0	0.25	0.25	0.25	0	0	0	1.25	0
*Medicago lupulina**	0.5	1	0.25	0.25	0	1	0	0	3	1
*Melilotus indicus**	0.5	0	0.25	0	0	1	0	0.5	2.25	1
*Medicago sativa**	0.5	0	0.25	0.25	0.25	1	0.25	0.5	3	1
*Cassia fistula**	0.5	0	0.25	0.25	0.25	1	0.25	0	2.5	0
*Pisum sativum**	0.5	0	0.25	0	0	0	0.25	0.5	1.5	2
*Melilotus officinalis**	0.5	0	0.25	0.25	0	1	0	0	2	1
Medicago polymorpha var. *vulgaris**	0.5	0	0	0.25	0	0	0	0	0.75	1
*Melilotus albus**	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0	0.75	1

Table 6. Continuation.

	BEHAVIOR ABROAD									GH
SPECIES	W	NW	N	I	GE	EW	CE	CI	SBA	SGH
*Trifolium repens**	0.5	0	0.25	0.25	0.25	1	0.25	0	2.5	1
*Vigna unguiculata**	0.5	0	0.25	0.25	0	0	0	0.5	1.5	2
Medicago polymorpha var. *polymorpha**	0	0	0.25	0	0	0	0	0	0.25	1
*Tamarindus indica**	0.5	0	0.25	0.25	0	1	0	0	2	0
*Trifolium pratense**	0.5	0	0.25	0.25	0.25	1	0.25	0.5	3	1
*Cajanus cajan**	0.5	0	0.25	0.25	0	0	0.25	0.5	1.75	0
*Arachis hypogaea**	0.5	0	0.25	0	0	0	0	0.5	1.25	1
*Vicia sativa**	0.5	0	0.25	0	0	0	0.25	0	1	0
*Trifolium dubium**	0.5	0	0.25	0.25	0	1	0	0	2	1
*Indigofera hirsuta**	0.5	0	0.25	0.25	0	0	0.25	0	1.25	0
*Vicia faba**	0.5	0	0.25	0.25	0	0	0.25	0	1.25	1
*Vicia angustifolia**	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0.5	2

* Residuals for introduced species in the colonial period were not calculated.

groups, (Table 8) should be considered more as qualitative indicators more than arithmetic results. We expect that these indicators reflect the ability of the species to invade ecosystems causing economic or environmental damage.

Total scores equal or higher than 6.25 were found for seven species; we suggest that *Albizia lebbeck*, *Pueraria phaseoloides*, *Lablab purpureus*, *Securigera varia*, *Delonix regia*, *Clitoria ternatea*, and *Spartium junceum* should receive high-priority attention. These species are distributed in more sites than expected by year of introduction, they have been recorded as weeds and environmental weeds in other countries, and occupy up to nine habitat types. *Albizia lebbeck*, a widespread ornamental, would require increased vigilance because it has been detected as escaped in almost half the country. Another potentially dangerous species is *Pueraria phaseoloides* because it is a fodder vine and because its relative *P. lobata*, is causing serious damage in the countries it has invaded (Starr et al., 1999). *P. phaseoloides* has no native relatives and its use as fodder facilitates its dissemination. *Lablab purpureus*, *Securigera varia* (= *Coronilla varia*), and *Clitoria ternatea* are potentially dangerous also being vines used as fodder. The most harmful invasive species in Australia were introduced vines (Phillips et al., 2010), because they can spread rapidly and

Table 7. Attributes used to assess Priority of Attention (PA). Residence Time and Distribution (RTD): R = Residuals obtained from the model shown in Figure 2b; RS= Residuals Score; H = Number of Occupied Habitats; HS= Habitat Score; C = Number of Climates; SC = Score for Occupied Climates; TSRTD = Total Score for Residence Time and distribution. (TA) = Taxonomic affinity; NNWR = Number of Native Weed Relatives; SNWR = Score for Native Weed Relatives; AWR = Adventive Weed Relatives; SAWR = Score for Adventive Weed Relatives; TSTA = Total Score Taxonomic Affinity.

	RESIDENCE TIME AND DISTRIBUTION							TAXONOMIC AFFINITY				
SPECIES	R	RS	H	HS	C	SC	TSRTD	NNWR	SNWR	AWR	SAWR	TSTA
Albizia lebbeck	-27.73	2	9	3	1	0	5	0	1	1	1	2
Pueraria phaseoloides	-20.36	0	7	2	1	0	2	0	1	2	1	2
Lablab purpureus	-3.52	0	4	1	2	1	2	0	1	0	0	1
Securigera varia	-30.87	1	2	1	1	0	2	0	1	0	0	1
Delonix regia	25.11	1	9	3	1	0	4	0	1	0	0	1
Clitoria ternatea	-18.38	1	7	2	1	0	3	1	-1	0	0	-1
Spartium junceum	49.97	0	7	2	1	0	2	0	1	0	0	1
Crotalaria retusa	26.28	1	6	2	2	1	4	11	-1	1	1	0
Acacia melanoxylon	9.98	-1	2	1	2	1	1	11	-1	7	1	0
Bauhinia variegata	7.46	0	5	2	2	1	3	19	-1	0	0	-1
Lathyrus latifolius	-12.52	0	2	1	1	0	1	1	-1	2	1	0
Senna didymobotrya	-29.54	1	7	2	1	0	3	8	-1	9	1	0
Alysicarpus vaginalis	6.31	0	4	1	1	0	1	0	1	1	1	2
Alysicarpus ovalifolius	-0.35	-1	2	1	1	0	0	0	1	1	1	2
Lathyrus tingitanus	-15.35	0	1	0	1	0	0	1	-1	2	1	0
Crotalaria pallida	-15.87	0	6	2	1	0	2	11	-1	1	1	0
Sesbania grandiflora	-16.36	0	4	1	1	0	1	2	-1	4	1	0
Cassia javanica	-5.35	-1	2	1	1	0	0	0	1	2	1	2
Sutherlandia frutescens	67.97	-1	5	2	1	0	1	0	1	0	0	1
Vicia villosa	-22.35	0	1	0	1	0	0	3	-1	4	1	0
Cercis siliquastrum	8.82	-1	1	0	2	1	0	0	1	0	0	1
Senna siamea	16.64	-1	5	2	1	0	1	8	-1	9	1	2
*Medicago lupulina**	-	-	10	3	2	1	4	0	1	2	1	2
*Melilotus indicus**	-	-	11	3	1	0	3	0	1	1	1	2
*Medicago sativa**	-	-	7	2	1	0	2	0	1	2	1	2
*Cassia fistula**	-	-	10	3	1	0	3	0	1	2	1	2

Table 7. Continuation.

	RESIDENCE TIME AND DISTRIBUTION							TAXONOMIC AFFINITY				
SPECIES	R	RS	H	HS	C	SC	TSRTD	NNWR	SNWR	AWR	SAWR	TSTA
*Pisum sativum**		-	5	2	2	1	3	0	1	0	0	1
*Melilotus officinalis**	-	-	5	2	1	0	2	0	1	1	1	2
Medicago polymorpha var. *vulgaris**	-	-	9	3	1	0	3	0	1	4	1	2
*Melilotus albus**	-	-	9	3	1	0	3	0	1	2	1	2
*Trifolium repens**	-	-	9	3	1	0	3	3	-1	7	1	0
*Vigna unguiculata**	-	-	5	2	1	0	2	0	1	0	0	1
Medicago polymorpha var. *polymorpha**	-	-	10	3	1	0	3	0	1	4	1	2
*Tamarindus indica**	-	-	8	3	1	0	3	0	1	0	0	1
*Trifolium pratense**	-	-	6	2	1	0	2	3	-1	7	1	0
*Cajanus cajan**	-	-	9	3	1	0	3	0	1	0	0	1
*Arachis hypogaea**	-	-	5	2	1	0	2	0	1	0	0	1
*Vicia sativa**	-	-	5	2	1	0	2	3	-1	4	1	0
*Trifolium dubium**	-	-	2	1	1	0	1	3	-1	7	1	0
*Indigofera hirsuta**	-	-	7	2	1	0	2	1	-1	1	1	0
*Vicia faba**	-	-	4	1	1	0	1	3	-1	4	1	0
*Vicia angustifolia**	-	-	1	0	1	0	0	3	-1	4	1	0

* Residuals for introduced species in the colonial period were not calculated.

smother native vegetation. According to Humphries et al. (1991) the exotic vines are one of the plant functional groups most destructive in the ecological context. *Delonix regia*, a common ornamental tree, has been recorded in nine habitat types in Mexico and, aside of having no Mexican relatives, it is considered a weed or environmental weed elsewhere (Table 6). However, its escape into the wild has not been confirmed. The shrub *Spartium junceum*, considered elsewhere as environmental and noxious weed, was in the high attention group, although it is reported in fewer localities than expected according to its residence time. However, it does not have close relatives in Mexico, and it might be in the lag phase.

Eight species were considered to require medium priority attention because they have been reported as common environmental weeds or weeds. Some of them are distributed in fewer localities than the expected according to their residence time

Table 8. Attributes used to assess Priority of Attention (PA). TSBA= Total Score for Behavior Abroad; SGH= Score of Growth Habitat; TSRTD= Total Score of Residence Time and Distribution; TSTA= Total Score Taxonomic Affinity. GT=Grand Total. Priority of Attention (PA): H= High, M= Medium, L= Low, N= Not priority.

SPECIES	TSBA	SGH	TSRTD	TSTA	GT	Priority of attention
Albizia lebbeck	3.5	1	5	2	11.5	H
Pueraria phaseoloides	3	2	2	2	9	H
Lablab purpureus	2.25	2	2	1	7.25	H
Securigera varia	2.25	2	2	1	7.25	H
Delonix regia	2	0	4	1	7	H
Clitoria ternatea	2.25	2	3	-1	6.25	H
Spartium junceum	3.25	0	2	1	6.25	H
Crotalaria retusa	0.75	1	4	0	5.75	M
Acacia melanoxylon	3.5	1	1	0	5.5	M
Bauhinia variegata	3.5	0	3	-1	5.5	M
Lathyrus latifolius	2.5	2	1	0	5.5	M
Senna didymobotrya	2.5	0	3	0	5.5	M
Alysicarpus vaginalis	1	1	1	2	5	M
Alysicarpus ovalifolius	1	1	0	2	4	M
Lathyrus tingitanus	2	2	0	0	4	M
Crotalaria pallida	0.5	1	2	0	3.5	L
Sesbania grandiflora	2.5	0	1	0	3.5	L
Cassia javanica	1	0	0	2	3	L
Sutherlandia frutescens	0.75	0	1	1	2.75	L
Vicia villosa	0.75	2	0	0	2.75	L
Cercis siliquastrum	1.5	0	0	1	2.5	L
Senna siamea	1.25	0	1	0	2.25	L
*Medicago lupulina**	3	1	4	2	10	N
*Melilotus indicus**	2.25	1	3	2	8.25	N
*Medicago sativa**	3	1	2	2	8	N
*Cassia fistula**	2.5	0	3	2	7.5	N
*Pisum sativum**	1.5	2	3	1	7.5	N
*Melilotus officinalis**	2	1	2	2	7	N
Medicago polymorpha var. *vulgaris**	0.75	1	3	2	6.75	N
*Melilotus albus**	0.75	1	3	2	6.75	N

Table 8. Continuation.

SPECIES	TSBA	SGH	TSRTD	TSTA	GT	Priority of attention
*Trifolium repens**	2.5	1	3	0	6.5	N
*Vigna unguiculata**	1.5	2	2	1	6.5	N
Medicago polymorpha var. *polymorpha**	0.25	1	3	2	6.25	N
*Tamarindus indica**	2	0	3	1	6	N
*Trifolium pratense**	3	1	2	0	6	N
*Cajanus cajan**	1.75	0	3	1	5.75	N
*Arachis hypogaea**	1.25	1	2	1	5.25	N
*Vicia sativa**	1.25	2	2	0	5.25	N
*Trifolium dubium**	2	1	1	0	4	N
*Indigofera hirsuta**	1.25	0	2	0	3.25	N
*Vicia faba**	1.25	1	1	0	3.25	N
*Vicia angustifolia**	0.5	2	0	0	2.5	N

* Residuals for introduced species in the colonial period were not calculated.

and it is possible that some are in their lag phase. Feral species, ornamental or fodder crops, predominate in this group: *Acacia melanoxylon*, *Alysicarpus vaginalis*, *Alysicarpus ovalifolius, Crotalaria retusa*, *Lathyrus latifolius*, *Lathyrus tingitanus*, and *Senna didymobotrya*. We also classified *Bauhinia variegata* in this category, despite being known as noxious weed, weed, and relative of environmental weeds because it has 18 non-weed and one weed relatives within the same genus (Torres-Colin, 2006). Thus, it is likely that *Bauhinia* natural enemies could be attacking *B. variegata*, preventing it from becoming a problem; *Acacia melanoxylon* and *Crotalaria retusa* are probably in the same situation with 11 and 9 native relatives respectively.

We classified seven species as low priority: *Cassia javanica*, *Cercis siliquastrum*, *Crotalaria pallida*, *Senna siamea*, *Sesbania grandiflora*, *Sutherlandia frutescens*, and *Vicia villosa*. These species are distributed in fewer localities than expected according to residence time and most have native and introduced relatives. We also included *Crotalaria pallida* in this category although it is distributed in more sites than expected, but it has 11 native weed relatives in the same genus (Villaseñor and Espinosa-García, 1998).

The remaining 20 taxa (19 species and 1 variety) were classified in a non-priority attention category. These species comprise herbaceous feral crops and agricultural weeds probably introduced in the colonial period. Many of them have high total scores in our model, but none has been mentioned as particularly problematic in the more than 200 years residence in Mexico. *Indigofera hirsuta* and *Tamarindus indica*, a shrub and a tree respectively, are not regarded as a problem. We have reserves about *Cassia fistula* being in this group. It is considered environmental weed, it has been recorded in ten habitat types without native relatives and it has harmful relatives elsewhere. All this suggests that *Cassia fistula* has great plasticity and no biotic barriers, so it could be in a closing lag phase. This species is also a very showy ornamental tree species cultivated in many places, so propagule pressure is high, thereby facilitating its geographic expansion. This Asian ornamental was first recorded by the Royal Botanical Expedition in the New Spain around 1794 (Blanco Fernández de la Caleya et al., 2010), but it is not clear whether the herbarium specimen was obtained from a feral or cultivated tree. Before we knew about this ancient herbarium record, we classified this species as a high priority of attention species and, if this specimen came from a cultivated tree, *Cassia fistula* should be considered a high priority species.

Final considerations

The analysis identified species considered noxious or categorized as belonging to the worst weeds in the world, such as *Securigera varia*, (Williams and Hunyadi, 1987), *Albizia lebbeck* and *Clitoria ternata* (Holm et al., 1991), which justified their inclusion in the high priority group. This coincidence suggests that these species, and all the included in the high priority of attention group, should be assessed thoroughly in Mexico, and if necessary, they should be eradicated or contained. It is vital to monitor the dangerous species within and outside their places of origin to take timely management actions (van Kleunen et al., 2010; Ricciardi and Cohen, 2007).

The assessment model presented in this paper still needs further refinement, as seemingly innocuous species scored high and a potentially dangerous species was classified in the non priority category. In both cases the decisive criterion was a very early introduction, thus additional criteria should be developed to prevent false positives or negatives. Still, we hope that the present first-phase introduced assessment model will work as a structured, low expert-dependent approach to identify the introduced species that require a further risk analysis to prioritize efforts for noxious plant management.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank to CONABIO U024 project "Malezas introducidas en México" for the full access to the database. We are very grateful to the staff and curators of the herbaria visited during the development of the MIM database. Heberto Ferreira and Alberto Valencia constantly supported us with computer assistance. Nora Sánchez Blanco helped us capture part of the information. This manuscript benefited greatly with the observations and English corrections from an anonymous reviewer and from copy editing from Rosa María Murillo. This study was supported by a grant from the Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, awarded to Francisco J. Espinosa-García (POFJEG).

LITERATURE CITED

Ahern, G. R., A. D. Landis, A. A. Reznicek and W. D. Schemske. 2010. Spread of exotic plants in the landscape: the role of time, growth habit, and history of invasiveness. Biol. Invasions 12: 3157-3169.

Anonymous. 1979. Tropical legumes: Resources for the future. National Academy of Sciences, Library of Congress Catalog Number. 79-64185.

Anonymous. 2010a. Estrategia nacional sobre especies invasoras en México, prevención, control y erradicación. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Protegidas, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, D.F., México. 110 pp.

Anonymous. 2010b. Herbario CICY, Centro de Investigaciones Científicas de Yucatán. http://www.cicy.mx/ofer-tec-herbario/herbario. Curadoría del Herbario CICY. Consulted 14/02/2012.

Blackburn, T. M., P. Pyšek, S. Bacher, J. T. Carlton, R. P. Duncan, V. Jarosik, J. R. U. Wilson and D. M. Richardson. 2011. A proposed unified framework for biological invasions. Trends Ecol. Evol. 26: 333-339.

Blanco Fernández de la Caleya, P., A. Espejo-Serna and A. R. López Ferrari. 2010. Catálogo del herbario de la Real Expedición Botánica de La Nueva España (1787-1803) conservado en el Real Jardín Botánico de Madrid. Consejo Superior de Investigación Científica del Real Jardín Botánico. Madrid, España. 687 pp.

Bradshaw, C. J. A., X. Giam, H. T. W. Tan, B. W. Brook and N. S. Sodhi. 2008. Threat or invasive status in legumes is related to opposite extremes of the same ecological and life-history attributes. J. Ecol. 96: 869-883.

Calderón, O. and F. J. Espinosa-García. 1997. Manual de identificación de semillas de maleza. Secretaría de Agricultura, Ganadería y Desarrollo Rural. México, D.F., México. 113 pp.

Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: Pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Conocimieto y Uso de la Biodiversidad, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México y Sierra Madre, S.C. México, D.F., México. 847 pp.

Chávez C., A. 2010. Angiospermas. Herbario EBUM de Facultad de Biología de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. http://sites.google.com/site/herbarioebum/colecciones/angiospermas. Consulted 14/02/2012.

Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press. New York Botanical Garden. New York, U.S.A. pp. xiii-xviii.

Crooks, J. A. 2005. Lag times and exotic species: The ecology and management of biological invasions in slow-motion. Ecoscience 12: 316-329.

Daehler, C. C. 2009. Short lag times for invasive tropical plants: Evidence from experimental plantings in Hawai'i. PloS One 4: 1-5.

Dávila, P. 1992. Un análisis de los herbarios mexicanos. Ciencias 6: 57-61.

Dehnen-Schmutz, K., J. Touza, C. Perrings and M. Williamson. 2007. A century of the ornamental plant trade and its impact on invasion success. Biodivers. Res. 13: 527-534.

Delgadillo R., J. 2008. Flora (vascular) y fauna (aves) de los Parques Nacionales del estado de Baja California: Constitución de 1857 y Sierra San Pedro Mártir. Universidad Autónoma de Baja California. Facultad de Ciencias. Base de datos, del proyecto BK060. Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad-Comisión Nacional para el Conocimieto y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. 2 pp. http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/BK060_L077_CARCARAT%20BASE%20DE%20DATOS_PLANTAS.pdf. Consulted 14/02/2012.

Elton, C. 1958. The ecology of invasions by animals and plants. Methuen. London, U.K. 186 pp.

Emms, J., J. G. Virtue, C. Preston and W. Bellotti. 2005. Legumes in temperate Australia: A survey of naturalisation and impact in natural ecosystems. Biol. Conserv. 125: 323-333.

Espinosa-García, F. J., J. L. Villaseñor and H. Vibrans. 2004a. The rich generally get richer, but there are exceptions: Correlations between species richness of native plant species and alien weeds and in Mexico. Divers. Distrib. 10: 399-407.

Espinosa-García, F. J., J. L. Villaseñor and H. Vibrans. 2004b. Geographical patterns in native and exotic weeds of Mexico. Weed Technol. 18: 1552-1558. Suppl. S.

Espinosa-García, F. J., J. L. Villaseñor and H. Vibrans. 2009. Biodiversity, distribution, and possible impacts of exotic weeds in Mexico. In: Van Devender, T., F. J. Espinosa-García, B. L. Harper-Lore and T. Hubbard. (eds.). Invasive plants on the move. Controlling them in North America. Arizona-Sonora Desert Museum Press. Tucson, U.S.A. pp. 43-52.

Espinosa-García, F. J., J. Sánchez-Blanco, E. Medina-Murillo and C. Sánchez-Blanco. 2000. Malezas introducidas en México. Universidad Autónoma de México. Centro de Investigaciones en Ecosistemas. Base de datos, del proyecto U024. Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad-Comisión Nacional para el Conocimieto y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. 6 pp. http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/U024_CARATULA%20BASE%20DE%20DATOS.pdf. Consulted 14/02/2012.

Essl, F. 2007. From ornamental to detrimental? The incipient invasion of Central Europe by *Paulownia tomentosa*. Preslia. 79: 377-389.

Gasso, N., P. Pyšek, M. Vila and M. Williamson. 2010. Spreading to a limit: the time required for a neophyte to reach its maximum range. Divers. Distrib. 16: 310-311.

Grotkopp, E., E. Erskine-Ogden and M. Rejmánek. 2010. Assessing potential inasiveness of woody horticultural plant species using seedling growth rate traits. J. Appl. Ecol. 47: 1320-1328.

Grotkopp, E., M. Rejmánek and T. L. Rost. 2002. Toward a causal explanation of plant invasiveness: seedling growth and life-history strategies of 29 pine (*Pinus*) species. Am. Nat. 159: 396-419.

Groves, R. H. 2006. Are some weeds sleeping? Some concepts and reasons. Euphytica 48: 111-120.

Groves, R. H., R. Boden and W. M. Lonsdale. 2005. Jumping the garden fence: invasive garden plants in Australia and their environmental and agricultural impacts. CSIRO report prepared for World Wildlife Fund. Australia, Sydney. http://wwf.org.au/publications/jumping_the_garden_fence/. Consulted 14/02/2012.

Heger, T. and L. Trepl. 2003. Predicting biological invasions. Biol. Invasions 5: 313-321.

Holm, L., D. Plucknett, J. Pancho and J. Herberger. 1991. The world's worst weeds: distribution and biology. University Hawaii Press. Honolulu; Krieger Publ. Co., Malabar, Florida, U.S.A. 610 pp.

Huang, Q. Q., J. M. Wu, Y. Y. Bai, L. Zhou and G. X. Wang. 2009. Identifying the most noxious invasive plants in China: role of geographical origin, life form and means of introduction. Biodivers. Conserv. 18: 305-316.

Humphries, S. E., R. H. Groves and D. S. Mitchell. 1991. Plant invasions of Australian ecosystems: a status review and management directions. In: Longmore, R. (ed.). Kowari 2. Plant invasions: The incidence of environmental weeds in Australia. Australian National Parks and Wildlife Service. Canberra, Australia. pp. 1-134.

Koop, A. L., L. Fowler, L. P. Newton and B. P. Caton. 2012. Development and validation of a weed screening tool for the United States. Biol. Invasions 14: 273-294.

Kowarick, I. 1995. Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. In: Pyšek, P. K., M. Prach, M. Rejmánek and P. M. Wade (eds.). Plant invasions: General aspects and special problems. S. P. B. Academic Publishing. Amsterdam, The Netherlands. pp. 15-38.

Lockwood, J. L., D. Simberloff, M. L. McKinney and B. Von Holle. 2001. How many, and which, plants will invade natural areas? Biol. Invasions 1: 1-8.

Lonsdale, W. N. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. Ecology 80(5): 1522-1536.

Mack, R. N. 1981. Invasion of *Bromus tectorum* L. into western North America: an ecological chronicle. Agro-Ecosystems 7: 145-165.

Mack, R. N. 1991. The commercial seed trade: an early disperser of weeds in the United States. Econ. Bot. 45: 257-273.

Mack, R. N. 1996. Predicting the identity and fate of plant invaders: Emergent and emerging approaches. Biol. Conserv. 78: 107-121.

Mack, R. N., D. Simberloff, W. M. Londsdale, H. Evans, M. Clout and F. A. Bazzaz. 2000. Biotic invasions: causes, consequences and control. Ecology 10: 689-710.
March Mifsut, I. J. and M. Martínez Jiménez. (eds.). 2007. Especies invasoras de alto impacto a la biodiversidad. Prioridades en México. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Grupo de Ecología y Conservación de Islas, A. C. AridAmérica, The Nature Conservancy. Jiutepec, México. 72 pp.
Meyer, J. Y. 2000. Preliminary review of the invasive plants in the Pacific Islands (SPREP Member countries). In: Sherley, G. (ed.). Invasive species in the Pacific: A technical review and draft regional strategy. South Pacific Regional Environmental Programme. Samoa, U.S.A. pp. 85-114.
Panetta, F. D. and N. D. Mitchell. 1991. Homoclimate analysis and the prediction of weediness. Weed Res. 31: 273-284.
Pheloung, P. C., P. A. Williams and S. R. Halloy. 1999. A weed risk assessment model for use as a biosecurity tool evaluating plant introductions. J. Environ. Manage. 57: 239-251.
Phillips, M. L., B. R. Murray, M. R. Leishman and R. Ingram. 2010. The naturalization to invasion transition: Are there introduction-history correlates of invasiveness in exotic plants of Australia? Austral. Ecol. 35: 695-703.
Pyšek, P. 1998. Is there a taxonomic pattern to plant invasions? Oikos 82: 282-294.
Randall, R. 2002. A global compendium of weeds. R. G. and F. G. Richardson. Meredith, Australia. 944 pp.
Randall, J. M., N. Benton and L. E. Morse. 2001. Categorizing invasive weeds: the challenge of rating the weeds already in California. In: Groves, R. H., F. D. Panetta and J. G. Virtue (eds.). Weed risk assessment. CSIRO Publishing. Collingwood, Australia. pp. 203-216.
Randall, J. M., L. E. Morse, N. Benton, R. Hiebert, S. Lu and Killeffer, T. 2008. The invasive species assessment protocol: a tool for creating regional and national lists of invasive nonnative plants that negatively impact biodiversity. Invasive Plant Sci. Manag. 1: 36-49.
Rejmánek, M. 2000. Invasive plants: approaches and predictions. Austral Ecol. 25: 497-506.
Rejmánek, M. and D. M. Richardson. 1996. What attributes make some plant species more invasive? Ecology 77: 1655-1661.
Rejmánek, M. and M. J. Pitcairn. 2002. When is eradication of exotic pest plants a realistic goal? In: Veitch, C. R. and M. N. Clout (eds.). Turning the tide: the eradication of invasive species. International Union for Conservation of Nature. Species Survival Commission. Invasive Species Specialist Group. International Union for Conservation of Nature. Cambridge, U.K. pp. 249-253.
Ricciardi, A. and J. Cohen. 2007. The invasiveness of an introduced species does not predict its impact. Biol. Invasions 9: 309-315.
Richardson, M. D., P. Pyšek, M. Rejmánek, M. G. Barbour, F. D. Panetta and C. J. West. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. Divers. Distrib. 6: 93-107.
Rzedowski, J., G. Calderón de Rzedowski and A. Butanda Cervera. 2009. Los principales colectores de plantas activos en México entre 1700 y 1930. Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, México. 133 pp.

Sánchez-Blanco, C. 2003. Análisis de la distribución de malezas introducidas a México de las familias Cesalpinaceae, Fabaceae y Mimosaceae. Tesis de Biólogo. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México. 121 pp.

Serrano Cárdenas, V. 2010. Base de datos del Herbario de Querétaro "Dr. Jerzy Rzedowski" (QMEX). Base de datos, del proyecto EC011. Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad-Comisión Nacional para el Conocimieto y Uso de la Biodiversidad. Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Autónoma de Querétaro. México, D.F., México. 1 pp. http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/EC011%20CARATULA%20BASE%20DE%20DATOS.pdf. Consulted 14/02/2012.

Sousa, S. M. and A. Delgado. 1993. Mexican Leguminosae: Phytogeography, endemism and origins. In: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot and J. Fa (eds.). Biological diversity of Mexico: Origins and distribution Cap. 17. Oxford University Press. New York, U.S.A. pp. 459-511.

Starr, F., K. Martz and L. Loope. 1999. Kudzu (*Pueraria lobata*). An alien plant report. http://www.hear.org/species/reports/puelob_fskm_awwa_report.pdf. Consulted 14/02/2012.

Strauss, S. Y., C. O. Webb and N. Salamin. 2006. Exotic taxa less related to native species are more invasive. Proc. Natl. Acad. Sci. Environ. Sci. 15: 5841-5845.

Torres-Colín, R. 2006. Two new species of *Bauhinia* (Fabaceae, Caesalpinioideae, Cercideae) from Southeastern Mexico and Mesoamerica. Novon 16: 533-537.

van Kleunen, M., W. Dawson, D. Schlaepfer, J. M. Jeschke and M. Fischer. 2010. Are invaders different? A conceptual framework of comparative approaches for assessing determinants of invasiveness. Ecol Lett. 13: 947-958.

Vega Aviña, R. 2000. Catálogo y base de datos preliminar de la flora de Sinaloa. Facultad de Agronomía, Universidad Autónoma de Sinaloa. Base de datos, del proyecto L057. Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. 2 pp. http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/Conabio_Contenido%20L057.pdf. Consulted 14/02/2012.

Vibrans, H. 2009. *Lathyrus odoratus* L. Ficha Informativa. http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/fabaceae/lathyrus-odoratus/fichas/ficha.htm. Consulted May 9, 2012.

Vilá, M., J. L. Espinar, M. Hejda, P. E. Hulme, V. Jarosik, J. L. Maron, J. Pergl, U. Schaffner, Y. Sun and P. Pyšek. 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. Ecol. Lett. 14: 702-708.

Villaseñor R., J. L. and F. J. Espinosa-García. 1998. Catálogo de malezas de México. Universidad Nacional Autónoma de México, Consejo Nacional Consultivo Fitosanitario, Fondo de Cultura Económica. México, D.F., México. 448 pp.

Villaseñor R., J. L. and F. J. Espinosa-García. 2004. The alien flowering plants of México. Divers. Distrib. 10: 113-123.

Vitousek, P. M., C. M. D'Antonio, L. Loope and R. R. Westbrooks. 1996. Biological invasions as global environmental change. Am. Sci. 84: 468-478.

von der Lippe, M. and I. Kowarik. 2008. Do cities export biodiversity? Traffic as dispersal vector acroos urban-rural gradients. Divers. Distrib. 14: 18-25.

Williams, G. and K. Hunyadi. 1987. Dictionary of weeds of Eastern Europe. Elsevier. Amsterdam, The Netherlands. 480 pp.
Williams, J.K. 2010. Additions to the alien vascular flora of Mexico, with comments on the shared species of Texas, Mexico, and Belize. Phytoneuron 3: 1-7.
Williamson, M. 1996. Biological invasions. Chapman & Hall, London, U.K. 244 pp.
Williamson, M. and A. Fitter. 1996. The varying success of invaders. Ecology 77: 1661-1666.
Williamson, M., K. Dehnen-Schmutz, I. Kuhn, M. Hill, S. Klotz, A. Milbau, J. Stout and P. Pyšek. 2009. The distribution of range sizes of native and alien plants in four European countries and the effects of residence time. Divers. Distrib. 15: 158-166.
Wilson, J. R. U., D. M. Richardson, M. Rouget, Ş. Procheş, M. A. Amis, L. Henderson and W. Thuiller. 2007. Residence time and potential range: crucial considerations in modelling plant invasions. Divers. Distrib. 13: 11-22.
Wu, S. H., S. M. Chaw and M. Rejmánek. 2003. Naturalized Fabaceae (Leguminosae) species in Taiwan: the first approximation. Bot. Bull. Acad. Sinica 44: 59-66.

Recibido en febrero de 2012.

Aceptado en mayo de 2012.

APPENDIX

Leguminosae adventive species not included in the analysis performed in this work. List obtained from Villaseñor and Espinosa-García (2004); Espinosa-García et al. (2009); Blanco Fernández de la Caleya et al. (2010); Mario Sousa S[1] (personal communication); Williams (2010)[2]; Vibrans (2009)[3].

Species	Origin	Number of Mexican states with herbarium records
Subfamily Caesalpinioideae		
Caesalpinia gilliesii (Hook.) D. Dietr.	South America	8
Caesalpinia pulcherrima (L.) Sw.	Caribbean Islands	26
Ceratonia siliqua L.	Old World	3
Parkinsonia aculeata L.[1]	Old World, perhaps native	13
Senna alata (L.) Roxb.	South America	7
Senna alexandrina Mill.	Africa	14
Senna spectabilis (DC.) H.S. Irwin & Barneby	South America	6
Senna sulphurea (Collad.) H.S. Irwin & Barneby	Asia	1
Subfamily Papilionioideae		
Abrus precatorius L.	Old World	3
Alhagi camelorum Fisch.	Old World	1
Canavalia ensiformis (L.) DC.	Caribbean Islands	3
Cicer arietinum L.	Old World	7
Crotalaria spectabilis Roth.[1]	Asia	4
Crotalaria verrucosa L.[1]	Asia	2
Desmodium barbatum (L.) Benth.[1]	Tropical Asia	10
Desmodium triflorum (L.) DC.[1]	Tropical Asia	12
Indigofera spicata Forssk.	Old World	1
Indigofera tinctoria L.	Tropical Asia	1
Lathyrus odoratus L.[3]	Old World	1
Lathyrus sphaericus Retz.	Old World	1
Lens culinaris Medik.	Old World	1
Lespedeza cuneata (Dum. Cours.) G. Don	Old World	1
Lotus corniculatus L.[2]	Old World	2

Appendix. Continuation.

Species	Origin	Number of Mexican states with herbarium records
Sesbania sesban (L.) Merr.	Old World	1
Stizolobium pruriens (L.) Medik.[1]	Old World tropics	16
Vigna luteola (Jacq.) Benth.[1]	Africa	10
Vigna vexillata (L.) A. Rich.[1]	Old World tropics	7
Subfamily Mimosoideae		
Acacia tortuosa (L.) Willd.	Tropical Asia	9
Robinia pseudoacacia L.	North America	1
Mimosa casta L.	South America	1
Samanea saman (Jacq.) Merrill	Caribbean Islands, El Salvador to Colombia and Venezuela	1



Acta Botanica Mexicana 100: 79-106 (2012)

NEW TAXONOMICAL AND ETHNOMYCOLOGICAL OBSERVATIONS ON *PSILOCYBE* S.S. (FUNGI, BASIDIOMYCOTA, AGARICOMYCETIDAE, AGARICALES, STROPHARIACEAE) FROM MEXICO, AFRICA AND SPAIN

Gastón Guzmán

Instituto de Ecología, A.C.
Apdo. postal 63, 91070 Xalapa, Ver., Mexico
gaston.guzman@inecol.edu.mx

ABSTRACT

A new emendation of *Psilocybe zapotecorum* is presented, based on a new study on the holotype and on the description of pseudocystidia, pleurocystidia and cheilocystidia, confusingly described previously. An extensive and careful review of all holotypes of synonyms, and the wide neotropical distribution is also presented. The traditions as sacred mushroom are analyzed based on a study of codices and anthropological pieces, where *P. zapotecorum* and related species as *P. muliercula* and *P. moseri* are identified. Some of the codices and anthropological pieces showed that the cult of Quetzalcóatl was related to the use of these mushrooms. The application and meaning of the words "teonanácatl" from Sahagún and "teotlaquilnanácatl" by Guzmán are reviewed. Moreover, the relationship of *P. mairei* to the prehistoric mushroom depictions at Tassili in the Sahara Desert is discussed, and the first study of authentic material of this species from Algeria is presented, from where a neotype is selected. Finally, the relationship between a prehistoric mural in Spain and *P. hispanica* is also discussed.

Key words: prehistoric murals, *Psilocybe hispanica*, *Psilocybe mairei*, *Psilocybe moseri*, *Psilocybe muliercula*, *Psilocybe zapotecorum*, Quetzalcóatl, teotlacuilnanácatl.

RESUMEN

Se presenta una nueva emendación de *Psilocybe zapotecorum*, basada en un re-estudio del holotipo y en la descripción de los pseudocistidios, pleurocistidios y queilocistidos,

antes confusamente descritos. Se discute la numerosa sinonimia de este hongo, con base en el estudio de los holotipos y su amplia distribución en el neotrópico. Se analizan sus usos tradicionales como hongos sagrados y se hace una revisión de códices y piezas antropológicas, en donde se identifica a esta especie o sus afines: *P. muliercula* y *P. moseri*. Se establece una relación entre el culto de Quetzalcóatl y el uso de tales hongos. Se analizan las palabras "teonanácatl" de Sahagún y "teotlaquilnanácatl" de Guzmán. Se discuten las relaciones de *P. mairei* con los murales prehistóricos de Tassili en el Desierto del Sahara. Se presenta el primer estudio de materiales auténticos de *P. mairei* de Argelia, de donde se designa un neotipo. Finalmente se tratan las relaciones entre un mural prehistórico en España y *P. hispanica*.

Palabras clave: murales prehistóricos, *Psilocybe hispanica*, *Psilocybe mairei*, *Psilocybe moseri*, *Psilocybe muliercula*, *Psilocybe zapotecorum*, Quetzalcóatl, "teotlacuilnanácatl".

INTRODUCTION

Despite the fact that the genus *Psilocybe* (Fr.) P. Kumm. has been known since the 18th century (Guzmán, 1983), it was only at the end of the 1950's that an interest in knowing its species began, this in relation to the discovery of the hallucinogenic species in Mexico. Many important studies have been published, e.g. Heim and Wasson (1958), Singer and Smith (1958), Heim et al. (1966), Guzmán (1978a,b, 1983, 1995, 2000, 2009), Wasson (1980), Redhead et al. (2007), and Noordeloos (2011), among others. However, despite extensive research on this genus, it is surprising that several taxonomic problems still remain, and the resolution of some of these is waiting, as well as the presentation of new ethnomycological data. This is the basis of the present article. In this way, a new concept of *Psilocybe zapotecorum* is provided, as well as its numerous synonyms, with a wide neotropical distribution, and its interesting relationships with Quetzalcóatl cult in ancient traditions of Mexico. Also discussions on the identification of the mushrooms depicted in two prehistoric murals in Africa and in Spain are considered.

MATERIAL AND METHODS

This paper is based on an intensive bibliographic review, related to the descriptions of *Psilocybe zapotecorum* under several names, by Heim, Singer and

Smith, and Guzmán, among others, as well as on the ethnomycological information on this complex. Microscopic studies of several herbarium specimens, including the holotypes of *P. zapotecorum* and related species were made. These microscopic observations were made with hand sections of the basidiome and mounted in 5% solution of KOH, with or without 1% Congo red solution on the slide, previously treated with 96% alcohol for rehydratation. In this way more than 300 *exsiccata* were checked from several herbaria, including the holotypes. The name neurotropic is used for these mushrooms, instead of the common name hallucinogenic, because it is more appropriate, as it was previously discussed by the author (Guzmán, 2009).

RESULTS

New concept of *Psilocybe zapotecorum*, its synonyms, distribution and traditions in Mesoamerica and South America (Figs. 1, 4, 9-10, 14-24, 32)

Following the new status of the genus *Psilocybe* (Fr.) P. Kumm. proposed by Redhead et al. (2007), and accepted by the International Nomenclature Committee for Fungi (Norvell, 2007), *Psilocybe* s.l. is now divided in two genera: *Psilocybe* s.s. and *Deconica* (W.G. Sm.) P. Karst. In this way, all the bluing and then neurotropic species are included in *Psilocybe* s.s., whereas the non-bluing non-neurotropic are accommodated in *Deconica*. Concerning *Psilocybe zapotecorum* R. Heim (Figs. 1, 9), this species needs revision, because it presents great variation in its macroscopic features in the color and form of the basidiome, as well as in the microscopic characters.

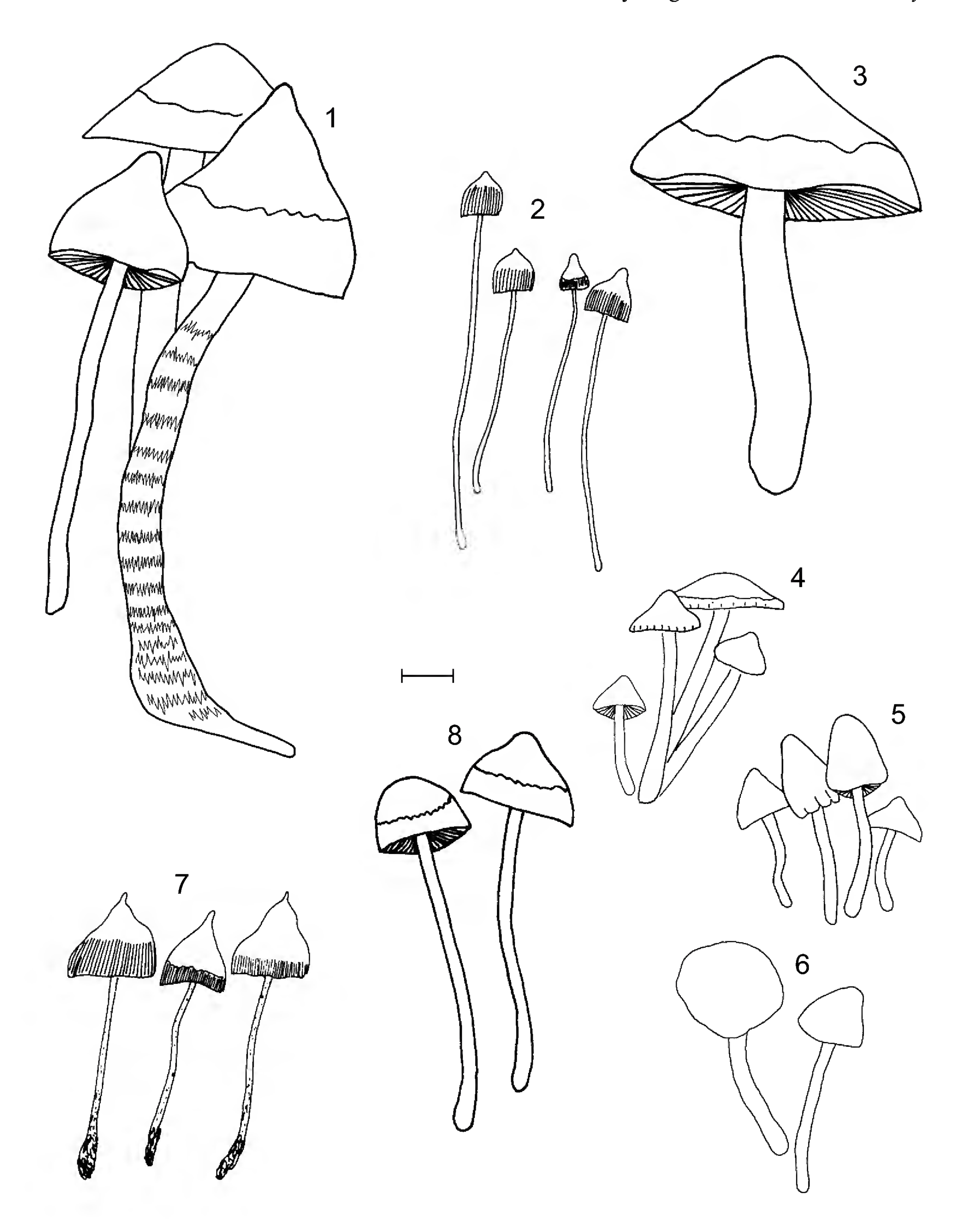
After the first descriptions of *P. zapotecorum* from the Zapotec region in Oaxaca (Mexico) by Heim (1956, 1957a), Heim and Wasson (1958), and Heim et al. (1966), as well as the publication of a color plate by Heim in Wasson (1957) and the Latin diagnosis in Heim (1957b), the identity of this mushroom was confused and several names were applied by some authors, as discussed below. First, Singer (1958) mistakenly redescribed this species based on specimens that Guzmán sent him at LIL as *P. zapotecorum* aff., gathered in 1958 from the type locality reported by Heim (1956). Guzmán's material is Guzmán 1501-A at ENCB and LIL. The habitat of this collection, as that reported by Heim (e.g. Heim, 1956; Heim and Wasson, 1958), and discussed further by Guzmán (1978a) is swampy and muddy soils. Also, those mushrooms from the type locality were identified by local Zapotec people as "corona de Cristo" (Christ chrown), one of the common names of *P. zapotecorum* (Guzmán, 1997). Singer (1958) reported Guzmán's fungus as a topo-

type of *P. zapotecorum*. However, Guzmán's collection is in fact *P. hoogshagenii* R. Heim (Fig. 7), a neurotropic and sacred mushroom described by Heim (Heim and Wasson, 1958) from Coatlán, in the Mixe zone, of Oaxaca, as stated Guzmán (1978a). *Psilocybe zapotecorum* and *P. hoogshagenii* are different species distinguished by macro- and microscopic features (Guzmán, 1983).

Independent of the preceding confusion, Singer and Smith (1958) described *P. candidipes* Singer & A.H. Sm. from Oaxaca as a neurotropic mushroom among the Mazatecs. Also they described in the same article *P. aggericola* Singer & A.H. Sm. from Argentina; moreover Singer determined *P. aggericola* var. *alvaradoi* Singer based on an herbarium specimen also from Argentina at BAFC. Later Heim (Heim et al., 1966) described *P. zapotecorum* f. *elongata* R. Heim from Oaxaca; Guzmán (1968) described *P. bolivarii* Guzmán from Sinaloa; Cifuentes and Guzmán (1981) described *P. barrerae* Cifuentes & Guzmán from Guerrero; and Guzmán (1982) described *P. sanctorum* Guzmán from the State of México. From Brazil, Guzmán et al. (1984) described *P. microcystidiata* Guzmán & Bononi and *P. zapotecorum* var. *ramulosum* Guzmán & Bononi. Guzmán (1999) presented an emendation of *P. barrerae,* based on new observations of the pleurocystidia (now pseudocystidia), which were not considered in the original description by Cifuentes and Guzmán (1981). Later, Guzmán (2000) described *P. subzapotecorum* Guzmán from Oaxaca, and more recently Guzmán et al. (2004) described *P. chaconii* Guzmán, Escalona & Ram.-Guill. from Veracruz. All of the above 12 names, are now merely synonyms of *P. zapotecorum* as Guzmán (1983) previously noted for *P. candidipes*, *P. aggericola* var. *aggericola*, *P. aggericola* var. *alvaradoi*, *P. zapotecorum* f. *elongata* and *P. bolivarii*. The others are proposed as synonyms here for first time.

These conclusions play an important role in the taxonomic concept of *P. zapotecorum*, and are the result of careful studies of the holotypes, where it was found that the pseudocystidia had not been previously considered, except for *P. subzapotecorum*. These pseudocystidia were mistakenly described as pleurocystidia in *P. candidipes* and *P. aggericola* by Singer and Smith (1958). Also, it was found that the form and color of the basidiome are highly variable and without taxonomic value, as well as the form and size of the cheilocystidia. All these mushrooms were compared with others of the same section *Zapotecorum* Guzmán, e.g. *P. moseri* Guzmán, *P. muliercula* Singer & A.H. Sm. and others, in order to better define the limits of *P. zapotecorum*, and the section *Zapotecorum*.

Based on the confusion discussed above in the concept of *P. zapotecorum*, a new emendation is presented.



Figs. 1-8. Important ethnomycological species of *Psilocybe* in the world. 1. *P. zapotecorum* (Mexico); 2. *P. mexicana* (Mexico); 3. *P. caerulescens* (Mexico); 4. *P. muliercula* (Mexico); 5. *P. hispanica* (Spain); 6. *P. mairei* (Africa); 7. *P. hoogshagenii* (Mexico); 8. *P. aztecorum* (Mexico). Scale bar: 1-2,4-7 = 20 mm, 3,8= 10 mm.

Psilocybe zapotecorum R. Heim emend. nov.

Holotype: Heim & Wasson No. J-125, August 3, 1956 (PC, isotypes ENCB, XAL)
≡ *P. zapotecorum* R. Heim, Comp. Rend. Séan. l'Acad. Sc. 242: 1393, 1956, nom. nud.
≡ *P. zapotecorum* R. Heim, Rev. Mycol. 22: 77, 1957.
≡ *P. zapotecorum* emend. Guzmán, Nova Hedwigia 29: 633, 1978.
= *P. candidipes* Singer & A.H. Sm., Mycologia 50: 141, 1958.
= *P. aggericola* Singer & A.H. Sm., Mycologia 50: 142, 1958.
= *P. zapotecorum* f. *elongata* R. Heim, Comp. Rend. Séan. l'Acad. Sc. 250: 1158, 1960, nom. nud.
= *P. aggericola* var. *alvaradoi* Singer, in BAFC, 1965, nom. nud.
= *P. bolivarii* Guzmán, Ciencia (Méx.) 26: 25, 1968.
= *P. barrerae* Cifuentes & Guzmán, Bol. Soc. Mex. Micol. 16: 52, 1981!
= *P. sanctorum* Guzmán, Bol. Soc. Mex. Mic. 17: 90, 1982!
= *P. microcystidiata* Guzmán & Bononi, Mycotaxon 19: 345, 1984!
= *P. zapotecorum* var. *ramulosum* Guzmán & Bononi, Mycotaxon 19: 346, 1984!
= *P. barrerae* Cifuentes & Guzmán emend. Guzmán, Acta Bot. Mex. 49: 43, 1999.
= *P. subzapotecorum* Guzmán, Doc. Mycol. 29 (116): 46, 2000!
= *P. pseudozapotecorum* Guzmán, Doc. Mycol. 29 (116): 47, 2000, a typographic mistake.
= *P. chaconii* Guzmán, Escalona & Ram.-Guill., Int. J. Med. Mushrooms 6: 276, 2004!

Those features in italic are new additions to the concept of the species.

Pileus (20-)40-70(-110) mm diam., polymorphic, conic to convex, convex-plane or campanulate, regular or irregular, sometimes papillate, or subumbilicate, hygrophanous, yellowish pale to chocolate-brown, orangish-brown or cinnamon-brown, smooth, sublubricous, sometimes with white floccose scales from the veil at the margin. Lamellae adnexed to sinuate, whitish-brown or pale reddish-brown to dark violaceous, edges whitish. Stipe (70-)100-180(-200) x (5-)10-15(-20) mm, tapering upward, solid to hollow, fibrous, whitish to concolorous with pileus, covered by short or large, floccose, white appressed scales toward the base, frequently in multi-

annulate arrangement. Veil developed in young stages, as white, thin subarachnoid membrane, *which sometimes forms an ephemeral subannulus.* Context white and fleshy in pileus, fibrous, whitish to pale brownish or blackish in stipe. *Pseudorhiza well developed, as a long, thick cordon or as thick, pseudofleshy, piriform, white mass.* Odor and taste farinaceous. Spore print dark brown-violaceous.

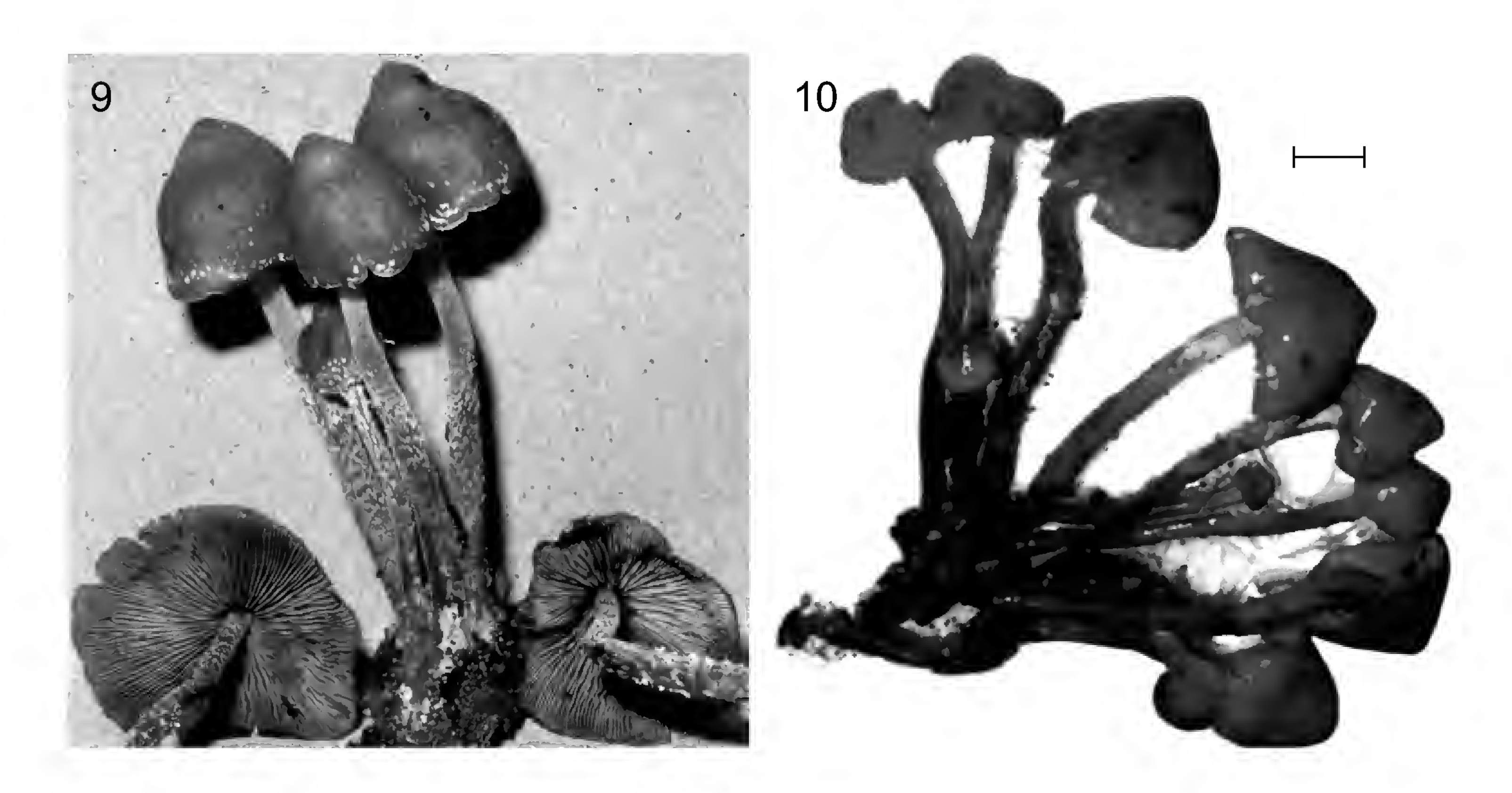
Basidiospores (5-)6-7(-8) x (3-)3.5-4.5(-5) x 3-4 µm, narrowly subellipsoid, oblong ellipsoid or obscurely subrhomboid in face-view, subellipsoid in side-view, thin-walled, wall 0.5-0.8 µm thick, pale to dark yellowish-brown, with a truncate germ pore, and a short and acute apiculus. Basidia (13-)(15-)(20-)22-29 x (4-)(5-) 6-7 µm, 4-spored, clavate or subvesiculose-subcylindric, with a middle constriction, hyaline. *Pleurocystidia* (12-)15-20(-24)(-28) x (3-)4-6(-8)(-10)(-12) µm, *common, but difficult to find, hyaline,* bottle shaped, subfusiform, subcylindric or subventricose, with a wide or narrow base, mucronate or with a short to very long neck up to 28 µm long., sometimes sublageniform, irregularly branched. *Pseudocystidia (18-)(21-)25-33 (-40)(-56) x (6-)8-10(-16)(-17.5) µm, common, grayish, polymorphous, subfusiform, subventricose, subglobose or sublageniform, branched or lobulated, sometimes submoniliform, with a narrow or wide base, which is born in the trama hymenphoral. Cheilocystidia* (14-)20-30(-40) x (4-)5-7(-8)(-10)(-20) µm, generally polymorphous, sublageniform or lageniform, regular or irregularly branched or lobulate, subcylindric or globose to subglobose, with a short or long neck, with a wide or narrow base, hyaline. *Pileipellis* subgelatinous, thin to thick, up to 15(-20) µm thick, hyphae 1.5-5 µm wide, thin-walled, hyaline to yellowish. *Pileocystidia 16-40 x 6-8(-10) µm, ventricose-subcylindric, submoniliform or subglobose, some strangled.* Pileus trama with hyphae (1.5-)3-8 µm wide, some globose, up to 30 µm wide, thin-walled, hyaline to brownish, not incrusted. Subhymenium subcellular, elements 2-5 µm wide, hyaline and incrusted with yellowish-brown pigment. Trama hymenophoral regular or subregular, hyphae 2-20(-26) µm wide, thin- or thick–walled, some of them inflated, hyaline, occasionally incrusted with yellowish-brown pigment. *Oleiferous hyphae 4-7 µm wide, infrequent, grayish or yellowish-gray. Caulocystidia (8-)11-25(-30)(-40) x (3.5-)7-8(-10) µm, polymorphous, sublageniform, ventricose-rostrate, subglobose or pyramidal, sometimes regular or irregularly branched, hyaline, solitary or in small groups.* Clamp connections present.

This new emendation is supported mainly by the description of the pleurocystidia and pseudocystidia, as well as more details on the cheilocystidia, pileipellis and caulocystidia, and on the size and color of the basidiome, and the pseudorhiza. Concerning the distribution of *P. zapotecorum*, it is common in the Neotropics from

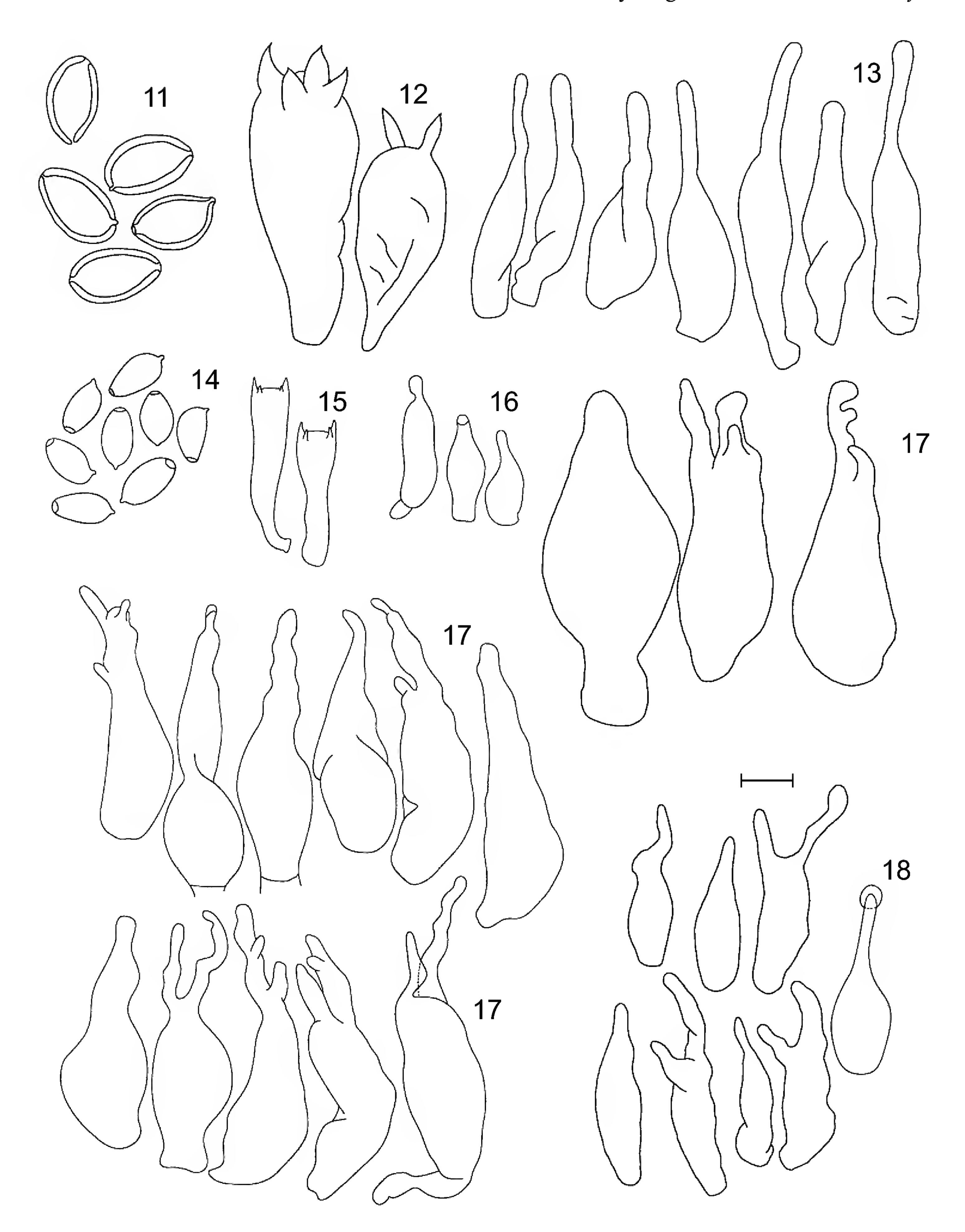
Mexico to Argentina, through mountainous cloud forests, at 900-2000(-3500) m elevation in the north, or in subtropical forests in flat lands at sea level in the south (e.g. Brazil and Argentina). There are records of *P. zapotecorum* from Mexico, Guatemala, Colombia, Brazil, Venezuela, Ecuador, Peru and Argentina.

There are evidences of the traditional use of this mushroom and taxonomically close species (e.g. *P. moseri* and *P. muliercula*) from prehispanic times. These include pieces by ceramic, stone and metal from Mexico, Colombia and Peru. It is possible to find in these pieces, figures resembling *P. zapotecorum* and closely allied species, as will be discused below. Moreover, in some codices at Mexico, such as the Magliabechiano (Fig. 32), there are possible representations of *P. zapotecorum*, *P. muliercula* and also *P. caerulescens* (Figs. 1, 3, 4, 9, 10). These two latter species have basidiome very similar to that of *P. zapotecorum*. As the latter has the widest distribution of the three, *P. zapotecorum* is considered the mushroom most represented on these anthropological figures and codices. At present, *P. zapotecorum* together with other species such as *P. caerulescens*, *P. muliercula, P. hoogshagenii* and *P. mexicana* are used in nocturnal ceremonies only in Mexico, among several ethnic groups.

Studying some anthropological ceramics pieces found in Mexico, especially from the Capacha culture in the State of Colima, in the Nevado de Colima region,



Figs. 9-10. Two important ethnomycological species of *Psilocybe* in Mexico. 9. *P. zapotecorum* (by Halling); 10. *P. muliercula* (by Soria). Scale bar: 9 = 20 mm, 10 = 10mm



Figs. 11-18. Microscopic features of *Psilocybe mairei* and *P. zapotecorum*. 11-13. *P. mairei*: 11. basidiospores, 12. basidia, 13. cheilocystidia. 14-18. *P. zapotecorum*: 14. basidiospores, 15. basidia, 16. pleurocystidia, 17. pseudocystidia, 18. cheilocystidia (all from the holotype). Scale bar: 4 µm.

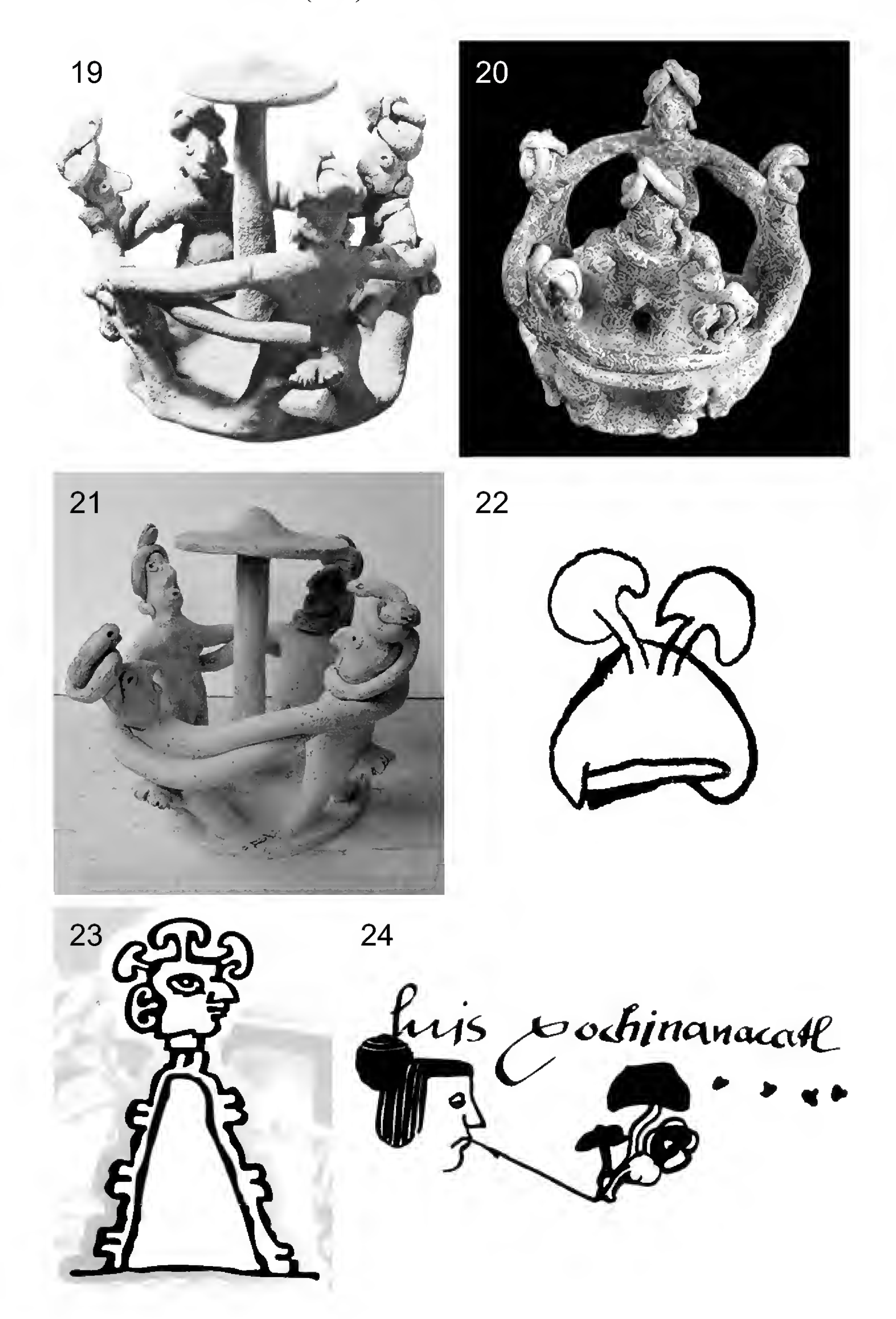
an interesting piece (Fig. 19) was found and presented for first time by Furst (1974) and later by Schultes and Hofmann (1979). It is a piece of about 15 cm tall and deposited in a private collection (Furst, 1974). They described this piece as "mushroom ceremony" and "dancing Indians", respectively, around a long-stemmed mushroom effigy, which was suggested to be a *Psilocybe* by Furst (1974) or *P. mexicana* or a closely related species by Schultes and Hofmann (1979). However, due to the robustness of the mushroom and the thick stipe, it is probable that the species is *P. zapotecorum* (Figs. 1, 2, 9), a mushroom common in Colima region. The four personages of this piece are embracing each other, and are not really dancing. This is because their faces with their eyes out of orbit suggest that they are under the effects of neurotropic mushrooms. This is the reason that they need to embrace themselves, because under the influence of neurotropic fungi, a person can neither remain standing nor dancing. Also, in this figure we can see the effects of gigantism or dwarfism that are commonly produced by the neurotropic mushrooms.

However, a most important observation on this Fig. 19 which had not been noted until now either by anthropologists or other specialists, is that the headdress or hat (much like a turban of the Oriental people) of the four personages is really a snake, as too are the arms. This coincides with the fact that snakes were considered sacred animals and thus very important in the religion of several Mexican Indian cultures, such as the Nahuatl (or Aztec). For the Nahuatls, snakes represented the god Quetzalcóatl. This is also so for the Teotihuacán culture, where the representation of Quetzalcóatl is covered by many large stone snakes heads. Also Schultes (1939, 1940) observed that Quetzalcóatl is represented with mushrooms in several figures in the Vindobonensis Codex from the Mixtec culture (in Oaxaca), as discussed later by Wasson (1980). This relationship with Quetzalcóatl is possible to confirm in another figure from the same Capacha culture, found also in the Nevado de Colima region (Fig. 20). In this latter, five embraced Indians form a circle around a central personage similar to them, with the same snake hat, but also having arms as snakes, are hands as the snake heads. This piece was reported by Donitz et al. (2001) from the Museo Universitario de Arqueología at Manzanillo, but without any comments. Note that both figures (19 and 20) are very similar between them, with only one major difference, i.e., that in the second there is not any mushroom but instead at the center is an important personage with snakes, who is suggested to be Quetzalcóatl. Thus with this latter figure together with the other, it is possible to conclude that the ingestion of sacred mushrooms like psilocybes, is probably related to the cult of Quetzalcóatl. If these two figures are indeed related with Quetzalcóatl, this means that the Capacha culture was probable under the influence of the Nahuatl (the

Nahuatl empire was very large, and reached the Colima region). All these asseverations contrast with the few comments by Furst (1974), Schultes and Hofmann (1979), Donitz et al. (2001) and others, who only presented these figures as people dancing. It is important to state that the observation on the headdress in form of a snake in the personages of Fig. 19 was first made by Isabel Lasserre, who copied such figure in her clay workshop, from the picture by Schultes and Hofmann (1979), as shown in Fig. 21 made under the direction of the author of this article.

Related to the codices of several Mexican cultures, besides the Vindobonensis Codex discussed above, there is the Codex 27, which was studied by Caso (1963). In this codex, Caso found a glyph (Fig. 22) in a map made by the indians in a demand of land in Tetela region. This glyph named "Nanacatepec" is related to another codex, the Lienzo de Zacatepec No. 1 from the Mixtec culture (Fig. 23), found by Wasson (1980). The word Nanacatepec means hill of the mushrooms, and in fact, these two glyphs represent a hill. The first has two basidiomata and the second has four mushrooms on a hill shaped like an human head, all of them with a convex pileus. Tetela, the place of this first Codex, is in the State of Morelos, and probably refers to the town Tetela del Volcán, which is along the southern slope of the Popocatépetl Volcano, from where *Psilocybe angustipleurocystidiata* Guzmán was described (Guzmán, 1983), now considered a synonym of *P. muliercula* (Guzmán, unpublished data). This mushroom is an important sacred species in the region. Therefore, it is probable that the mushrooms of the two glyphs are related to their neurotropic effects. In connection with the present chapter, it is important to state that *P. muliercula* and *P. zapotecorum* are closely related species, separated only by the size of the basidiospores and basidiomata, in addition to the absence or presence of pseudocystidia. Whereas *P. muliercula* possesses large basidiospores, (6-)7-8(-10) µm long, small pileus, (10-)12-40(-50) mm diam., and lacks pseudocystidia, *P. zapotecorum* has small basidiospores, (5-)6-7(-8) µm, large pileus (20-)40-70(-110) mm and common pseudocystidia.

In the famous Codex Magliabechiano, presented by Sahagún (1530), as a part of his great work on the Nahuatl culture, there is a nice color figure (Fig. 32), reprinted by several sources, such as Wasson and Wasson (1957), Heim and Wasson (1958), Schultes (1976), Aguilar (2003), Díaz (2003), and Guzmán (2007). This figure represents the ingestion of the "teonanácatl" by Sahagún, the sacred mushroom used by the Nahuatls. In it, there is a seated Indian eating mushrooms, which supposedly he gathered from in front of him, where three basidiomata with green pileus are growing. Behind the Indian there is a giant and terrible personage who, according to the interpretation of the author, is clutching the indian by one hand, taking him to the



Figs. 19-24. Ethnomycological information on *P. zapotecorum* and *P. muliercula*. 19. Personages embracing around a mushroom, note the hat with one snake (by Furst 1974); 20. Personages embracing around another person (by Donitz et al., 2001); 21. A clay copy of Schultes and Hofmann' figure (by Lasserre); 22. Nanacatepec glyph (by Caso, 1963); 23. Zacatepec Lienzo (by Wasson, 1980); 24. Huexotzinco Lienzo (by Wasson, 1980).

world of the mushrooms. Nevertheless, as the use of these neurotropic mushrooms was forbidden by the Church in that time through the Inquisition, and because these mushrooms were considered demonic, it is probable that Sahagún asked the indians (who were tlacuiles painting the codex) to represent the devil in that ingestion of the demonic mushroom, and thus the Indians depicted that monstrous figure. For Wasson (1980) and Aguilar (2003) that personage is the Lord of the Underground or the God of Dead, respectively, both under the name of Mictlantecuhtli. Moreover, the most important observation in this Magliabechiano Codex from a mycological perspective, is the green mushroom. The green color is strongly related with the caerulescent or bluing feature of the neurotropic mushrooms. But for anthropologists the mushrooms are green, because the jade, which is green, being a very precious stone for the Indians, which they use in making several valuable figures (Wasson and Wasson, 1957). In the robustness of the basidiomata and the convex pileus, these mushrooms agree well with *P. zapotecorum* or *P. caerulescens* (Figs. 1, 3), two important sacred mushrooms in the Indian culture. Of these two species, it is more likely to represent *P. zapotecorum,* because it is more common in Mexico, and also grows in the Tetela del Volcán region discussed above, not far from the Great Tenochtitlan (now Mexico City), where Tlatelolco is located, the place of Sahagún.

With regard to the name “teonanácatl” proposed by Sahagún (1530), it is confusing that this word is not used at the present among any ethnic group in Mexico. However, this common name was extensively used in the bibliography after hallucinogenic mushrooms were rediscovered in Mexico, to appoint all the sacred mushrooms (e.g. Schultes, 1939, 1940, 1976; Wasson and Wasson 1957; Heim and Wasson, 1958; Singer and Smith, 1958; Schultes and Hofmann, 1979). Although the author could not find the use of this name in Mexico, during one of his explorations, in Necaxa, in the State of Puebla in 1959 (Guzmán, 1960), he found the application of the name “teotlaquilnanácatl”, which is very similar to that of Sahagún. This new name was obtained by Guzmán in a dialogue with some indians, when he showed them some mushrooms he gathered, such as *P. caerulescens*, *P. cubensis* and *P. zapotecorum*. The indians were at first highly surprised that a white man had sacred mushrooms in his hands; in that time it was very rare for a white man to be taking such mushrooms, as the mushrooms were a secret. After Guzmán insisted several times for the common name of the mushrooms, the indians, who were speaking Nahuatl among them, replied “teotlaquilnanácatl”. Note that “tlaquil” is a new word inserted into the middle of Sahagún is word. The Nahuatl name by Sahagún means: teo = divine or sacred, and nanácatl = mushroom. The name “tlaquil” is derived from “tlacuil” that means paint or painting. Precisely, the indians who made the

codices through drawings or paintings received the name tlacuilos. Thus, it is supposed that the correct name by Sahagún, and that obtained by Guzmán (1960), is "teotlacuilnanácatl", which means "the sacred or divine mushroom that paints or describes through color figures".

This new interpretation of Sahagún's name, as "teotlacuilnanácatl", agrees well with the mean effects produced by neurotropic mushrooms, i.e. colorful figures or color hallucinations. However, the problem is why Sahagún did not hear that word? It is probable that as Guzmán heard "teotlaquilnanácatl", instead of "teotlacuilnanácatl", Sahagún only heard "teonanácatl". But it is also probable in both cases that the indians preferred to keep in secret the knowledge of such mushrooms. It is known that Sahagún, several times was in Tlalmanalco, in the State of México and also in some parts of the State of Puebla (Álvarez, 1978; León-Portilla, 1999), in both cases close to Popocatépetl Volcano, where Sahagún was evangelizing indians and where they used, and still use at present, an important sacred mushrooms *P. aztecorum* R. Heim (Fig. 8), which they call "apipiltzin" (Guzmán, 1978b, 1997). Why Sahagún did not hear that important word? It is probable here the same as the case of the "teotlaquilnanácatl", the indians did not provide that word "apipiltzin", because they knew the use of such mushroom was forbidden by the Church. However, the mushroom from Popocatépetl, *P. aztecorum*, presents a small and narrow basidiome, contrary to those robust mushrooms of the Magliabechiano Codex. On the other hand, the locality of Necaxa, Puebla, where the name "teotlaquilnanácatl" was found and also *P. zapotecorum*, is not so very far from both the Popocatépetl region and Mexico City (the latter known as Tenochtitlán, as it was stated above).

Continuing with the review of the codices started above, the Matrícula de Huexotzinco (Huexotzingo, Puebla?) should be considered, in which Wasson (1980) found represented the heads of two indians with mushrooms, connected to their mouths by a line. One of them (Fig. 24) has two or three mushrooms in front of the indian head. The face of this indian looks drowsy, maybe as the result of the ingestion of neurotropic mushrooms, which could be *P. muliercula* or *P. zapotecorum*. This interpretation by the author, is based on the fact that these are two common neurotropic species in the State of Puebla. This is another representation of the neurotropic or sacred mushrooms among the indian traditions, mainly those related with the *P. zapotecorum* complex.

The Mayan pieces called "mushroom stones" (Fig. 25) are very common in Guatemala and El Salvador, although there is some anthropological debate as to their meaning (Wasson and Wasson, 1957). However, it seems that they are related to the cult of *P. zapotecorum*. This hypothesis is based on the robust mushroom

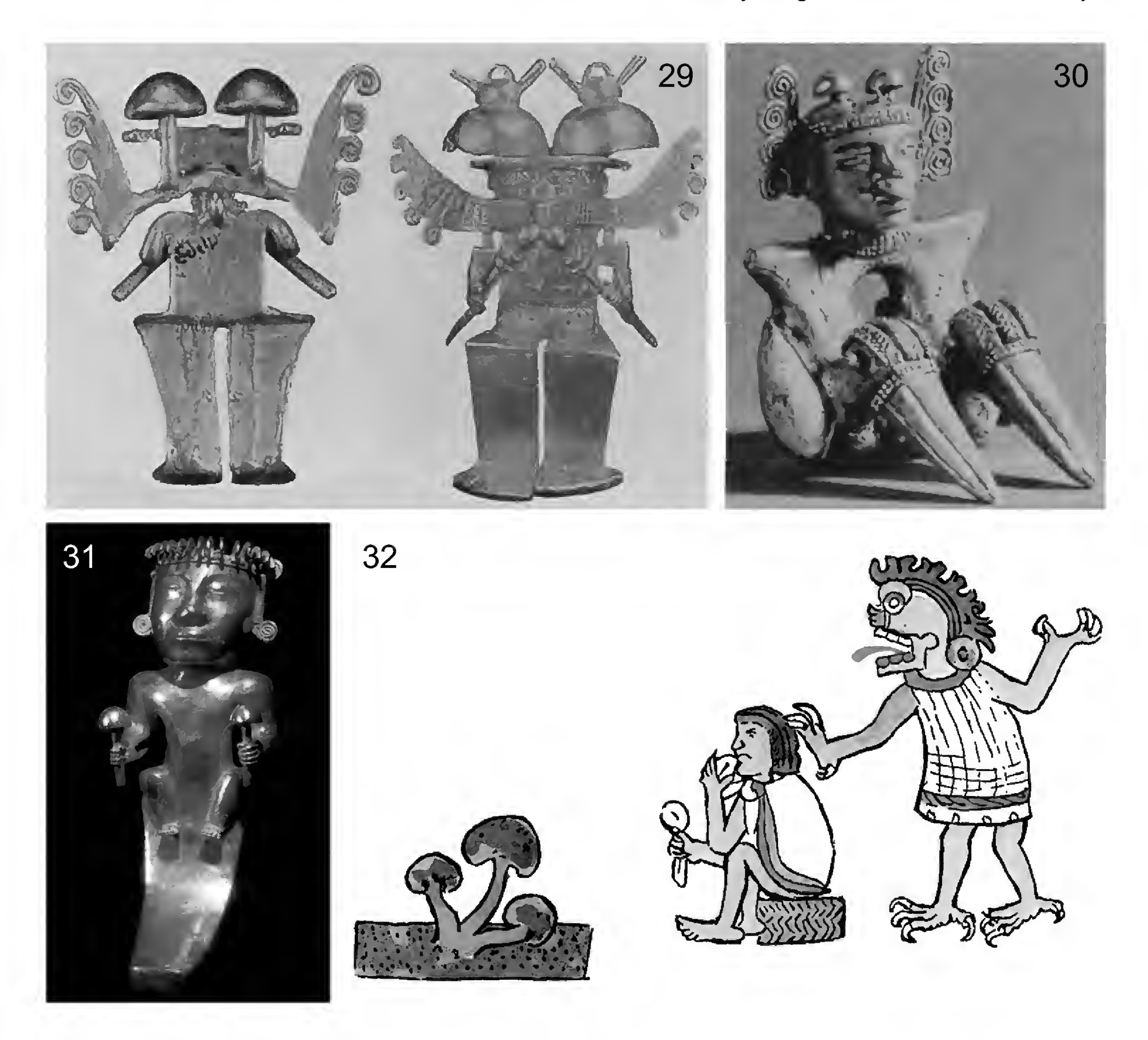


Figs. 25-28. Anthropological pieces from Central and South America. 25-27. Mayan mushroom stones: 25. First piece found, now in a Zürich Museum (by Martínez-Carrera from a Japanese copy); 26-27. Two pieces with head first related with the ingestion of hallucinogenic mushrooms (by Wasson, 1980). 28. A Peruvian piece from the Denver Museum. Note the mushrooms and the eyes out of orbit (by the Denver Museum).

that these pieces represent, like that of *P. zapotecorum*, a common species in that region. Moreover, there are two pieces (Figs. 26-27), which were studied by Wasson (1980), that have personages with their heads downward, and their eyes out of orbit. It is probable that the two personages depicted on these pieces, are under the effects of neurotropic mushrooms and that they are positioned head first because they are returning to reality, after seemingly flying or floating in space, as happens when these kinds of mushrooms are eaten.

There is another anthropological case from Central America related to the use of neurotropic mushrooms. These are some little golden pieces found in Darién, Panama, deposited in the Museo del Oro at Bogotá, Colombia (Schultes and Bright, 1979). They represent human figures (Figs. 29-30), but with two mushrooms on the head, big rounds earrings, and two wings growing out of both sides of the head or on the neck. According to Schultes and Bright (1979), these figures are related to the use of sacred mushrooms, and the reason that the personages have wings and big round earrings is because they fly under the effects of the mushrooms they have on the head. One of these pieces is a woman sitting (Fig. 30), with an expression of meditation. Concerning the form of the mushrooms of these figures, the author related them to *P. zapotecorum* or a closely related tropical species, which could be *P. moseri*, known from the tropics in Mexico, Colombia and Caribbean region (in unpublished papers it was concluded that *P. zapotecoantillarum* Guzmán, T.J. Baroni & Lodge from Costa Rica, *P. zapotecocaribaea* Guzmán, Ram.-Guill. & T.J. Baroni from Martinica and *P. semiangustipleurocystidiata* Guzmán, Ram.-Guill. & Torres-Torres from Colombia, are synonyms of *P. moseri*).

Related to the above golden figures, Williams (2012) found several little golden pieces similar to those from Darién, in Tumbes, in an archeological zone in Panamá, in the Western part of Canal of Panama. One of them is like that of the woman sitting with an expression of meditation described above, but with something like plane mushrooms on the head, which also seem to be plane heads of birds. Williams (2012) did not discuss this interesting figure, nor its relationship to Darién figures. Torres (2006) stated that there are other golden figures like those from Darién, in Calima and Tolima, Colombia, but he gave no further information. Another figure related to the one discussed above is a Colombian metal piece (Fig. 31), made of gold and copper, which represents a woman sitting with one mushroom in each hand. According to C.M. Torres (pers. comm. 2007) this figure belongs to Quimbaya culture and is now in a private collection at Paris. Stamets (1996, last ed., pag. 21), presented this figure without any comment. The author of the present article thinks that the mushrooms of this figure are *P. zapotecorum* or *P. moseri* based on their form.



Figs. 29-32. Important ethnomycological pieces and part of the Magliabechiano Codex. 29-30. Golden little pieces from Darién, Panama. Note the mushrooms on the head, the winds and the earrings (these latter in 30) (by Schultes and Bright, 1979); 31. A Columbian metal figure, with two mushrooms (note the eyes and the earrings) (by Torres, pers. comm.); 32. Part of Magliabechiano Codex, with the ingestion of teonanácatl. Note the green mushrooms on the left and the god of the mushrooms in the back of the Indian (by several sources).

Finally, from Peru there is an interesting Inca piece (Fig. 28), probably made of clay, which represents a personage with a mushroom on his left hand and another engraved on his hat. Moreover, the face of this person has the eyes wide out of orbit. Supposedly this figure is related to the cult and ingestion of neurotropic mushrooms, maybe the *P. zapotecorum*-complex. This seems to be the first anthropological and ethnomycological report of sacred mushrooms from Peru, although the author has

the record of three herbarium specimens (at NY) of *P. zapotecorum* from Peru gathered by Dumont (Guzmán, 1983). The Peruvian piece in Fig. 28 was in an exhibition at the Museum of Art of Denver, USA, on loan from a private collector, who after the exhibition, sold the piece to another collector in Europe. This information was kindly given to Guzmán by the Curator of the museum, M. Young-Sánchez in 2003. The piece belongs to Puccara culture, and it was found near Lake Titicaca between Peru and Bolivia. Another report from Peru is a brief account by early Jesuit missionaries, that the Yurimaguas Indians eat some mushrooms that grow on trees to get drunk (Heim and Wasson, 1958; Schultes, 1972; Furst, 1974). Supposedly those mushrooms are *P. yungensis* Singer & A.H. Sm., a species described from Bolivia and common in Mexico (Singer and Smith, 1958; Guzmán, 1983), but absolutely distinct from the *P. zapotecorum*-complex by its macro- and microscopic features, as well as its lignicolous habitat.

Psilocybe mairei in a prehistoric mural from Africa (Figs. 6, 11-13, 33-37)

The famous post-paleolithic murals depicting mushrooms that are found on walls of caves in Tassili (Atlas Mountains), in the Sahara Desert (Samorini, 2001) (Fig. 33), are related with *Psilocybe mairei* Singer. This supposition has been made by Guzmán several times in his lectures since the 1990's of the last century and recently by Akers et al. (2011) in a Guzmán's communication in that paper. Guzmán's observation is based on the fact that *P. mairei* (as *Hypholoma cyanescens* R. Maire, see below) was described from Algeria in a semixerophytic habitat, as that of those mushroom depictions at Tassili. These murals were discovered by Lhote (1968) between 1939-1940, as Babos† from Budapest informed to Guzmán by letter in 1973. Lhote, who did not consider the depicted mushrooms, stated that these murals are evidence of secret sanctuaries, 7,000 to 9,000 years old. Keenan (2005) discussed that the work of Lhote was unfortunately perfunctory, because the Lhote team damaged many depictions. However, the Tassili murals, as shown by Samorini (2001), are the oldest prehistoric evidence for the use of sacred mushrooms by man.

The name *Psilocybe mairei* is based on a fungus from Algeria described by Maire (1928) as *Hypholoma cyanescens*, that Malençon (1942) later redescribed from the same locality. Kühner and Romagnesi (1953) considered this species as *Geophila cyanescens* (R. Maire) Kühner & Romagnesi. Subsequently Singer and Smith (1958) studied this fungus and related it to a species described from Argentina, *Psilocybe collybioides* Singer & A.H. Sm., because both mushrooms share taxonomic features and their semi-sterile conditions. However, Singer and Smith (1958) stated that

Maire's fungus is different from the European *P. cyanescens* Wakef., although some authors, e.g. Krieglsteiner (1984) and Babos (1997), considered *P. cyanescens* as a synonym of Maire's mushroom. Malençon and Bertault (1970) redescribed Maire′s fungus as *Geophila cyanescens* from Morocco, and later Singer (1973) reported this species as *Psilocybe mairei*, to separate it from *P. collybioides.* The habitat of *Psilocybe mairei* in Algeria and Morocco is soil or small pieces of rotten wood, under *Abies*, *Cedrus*, *Pinus* or *Quercus* according to Maire (1928), Malençon (1942), Singer and Smith (1958) and Malençon and Bertault (1970). It seems that in the past the Sahara Desert was covered by green vegetation composed of those trees, as well as *Cupressus,* which was reported by Samorini (2001) from Tassili Mountains. The above information, supports the hypothesis that *P. mairei* was growing in the Tassili region, and is the species represented on the murals for its neurotropic effects.

Guzmán in 2005 studied the type of *Psilocybe mairei*, which he found after several searches through different herbaria. Singer and Smith (1958), Malençon and Bertault (1970), Singer (1973), Guzmán (1983), Kriegsteiner (1984) and Babos (1997) did not study the type, despite all of them discussing *P. mairei*. The type was found in LRZA (in the Laboratoire de Recherche sur les Zones Arides, at the University of Algeria), first through help from Malençon by a letter in 1973, and then with the support of Bouhired, who sent Guzmán all the Maire′s collections at LRZA. This type was first looked for in AL (University of Algeria), NCY (Nancy, France), MPU (Montpellier) and PC (Paris). The Maire material sent by Bouhired consist of a collection of five little bottles:

1. *Hypholoma caerulescens*, number missing, from Atlas of Blida, east of Algeria, December 1st. 1922. Second number 1831a.
2. *H. hydrophilum*, number 5824, from Akfadou, east of Algeria, October 1918. Second number 1831b.
3. *Hypholoma* sp., number 41241, Alma, east of Algeria, November 25, 1940. Second number 1831c.
4. *Psilocybe duleris*, number missing, Bainem, Algeria, February 29, 1926. Second number 1834.
5. *P. gemnophila*, number missing, Calvados, dunes of France. Date missing, only 1910. Second number 1834.

All of this material was preserved in alcohol, in the above-mentioned bottles. LRZA also sent to Guzmán color pictures of all the basidiomata removed from the bottles, one of them No. 4 in the list above now broken. After a careful study of

Maire´s fungi from LRZA, it was possible to determine the first collection as the authentic material of *Hypholoma cyanescens*, now *Psilocybe mairei*, as it will be discussed below. The second collection of Maire's fungi is *Hypholoma* sp. with true chrysocystidia, and thin-walled basidiospores, subellipsoid in face-view. The third collection appears to represent a species of *Psathyrella*, with a pileipellis as hymenoderm. Collection 4 appears to be a rare *Deconica*, with basidiospores subellipsoid in face-view, and with a very narrow germ pore. Finally collection 5 is another rare *Deconica* with smaller basidiospores, subellipsoid, thin-walled and with a very narrow germ pore.

The material of *P. mairei* (Figs. 6, 11-13), as *Hypholoma caerulescens*, collection 1 (see above) presents three small basidiomata, with *pileus* convex, smooth, 8-20 mm diam., yellowish-brown; *lamellae* whitish brown, subadnexed; *stipe* cylindrical, 23-35 x 3-4 mm, same color as that of the pileus; *basidiospores* very scarce, 8.5-10.5 x 5-6.5 µm, subellipsoid both in face- and side-view, thick-walled, wall up to 1 µm, yellowish-brown, with a germ pore; *basidia* 29-32 x 7-11 µm, 2- or 4-spored, ventricose-fusoid, hyaline, many collapsed; *pleurocystidia* not observed; *cheilocystidia* 22-34(-36) x (4-)4.5-7 µm, hyaline, sublageniform, some with a long and subcylindric base, but with a long neck; *ixocutis* 100 µm thick, with hyphae 3-4 µm, hyaline; *pileus trama* probably radial, hyphae 8-15 µm wide, thin-walled, some of them subglobose, all of them hyaline to pale yellowish; *subhymenium* subcellular, with elements 2-4 µm wide, hyaline and thin-walled; *trama hymenophoral* regular, with hyphae 6-22 µm, hyaline; and *clamp connections* present.

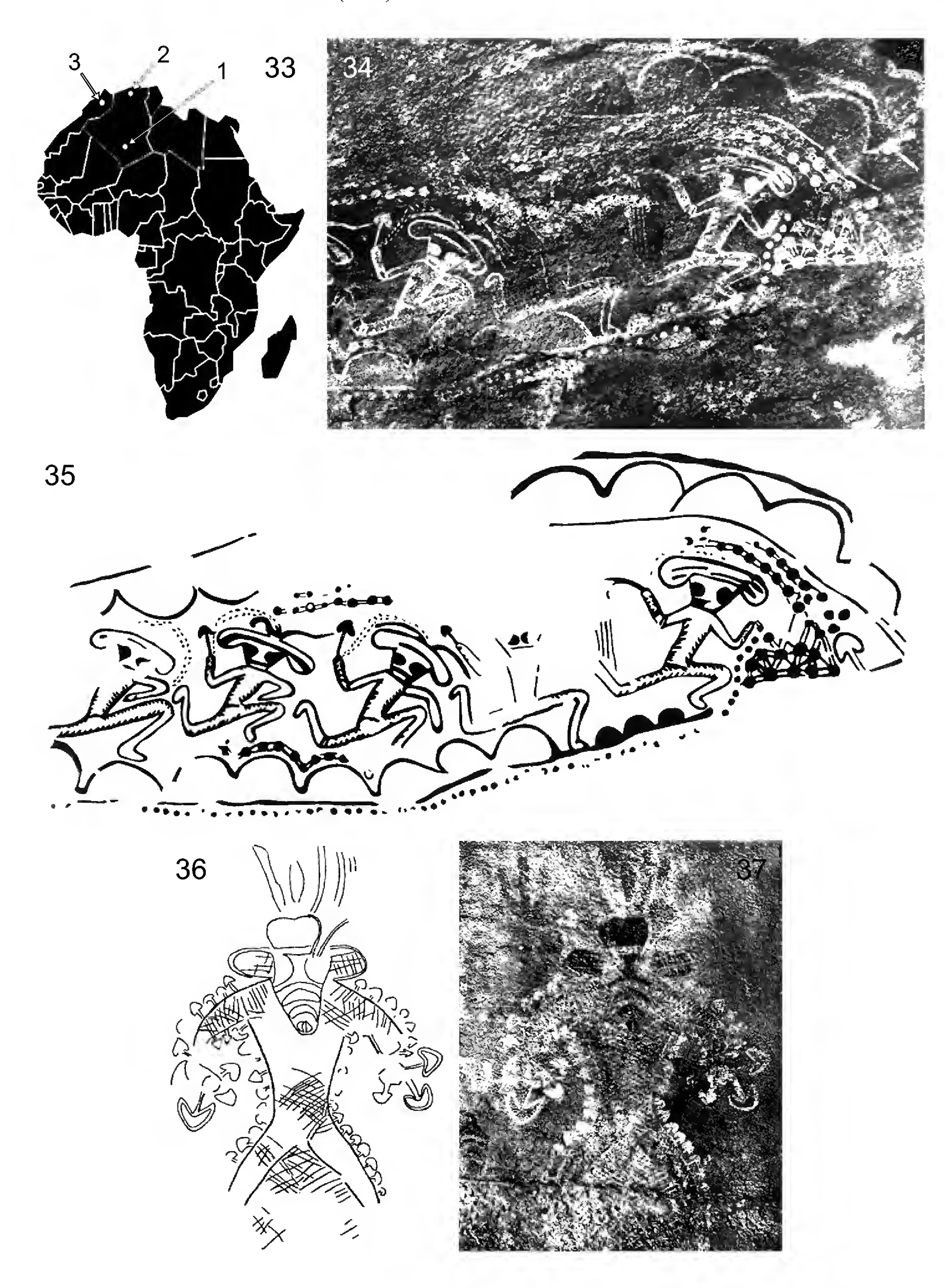
Maire´s (1928) original description of *Hypholoma cyanescens* was translated to English by Singer and Smith (1958), but they did not mention the first herbarium name of this fungus, *H. caerulescens*. Both Maire´s and Singer and Smith's descriptions, considered basidiospores scarce, 10-12(-20) x 5.5-6.5 µm, ellipsoid, fusco-brown, thick-walled, pleurocystidia none or rare, similar to cheilocystidia, and cheilocystidia 30-40 x 6-8 µm, fusiform, with long neck. This fungus was found in Atlas of Blida and La Chréa, Algeria, Oct. 24, 1912, below *Cedrus*. Maire cited in his description another three collections from the same locality, gathered Oct. 31, 1915, Dec. 1st., 1922 and Nov. 28, 1926. All of them substerile and considered here as paratypes. The above collection from Maire, 24, 1912 seems to be lost. The LRZA collection No. 1831a, identified as *Hypholoma caerulescens,* is considered as neotype of both *Hypholoma cyanescens* and *Psilocybe mairei* (!), in spite of some difference in the size of the basidiospores described by Maire (1928), but this difference is due to the fact that the basidiospores are very scarce in this fungus, and

consequently none of the Maire´s, Singer & Smith's and Guzmán's description show a real average. Also it is interesting to observe that Malençon´s description on *H. cyanescens* from Morocco (Malençon, 1942), agrees well with that of Maire's description. However, Malençon (1942) considered the stipe 50-70 x 3-3 mm, basidiospores (11-)11.2-13(-13.5) x 5.5-7 µm and basidia 30-35 µm long.

All the above information on the probable identification of the prehistoric mushrooms depicted at Tassili, contrasts with the previous few and vague references about their identification. Besides the assessment by Guzmán in his lectures, and in Akers et al. (2011) as stated above, there is a brief comment by Stamets (1996), who supposed that Tassili's mushroom is *P. mairei*; however he didn't provide further information on its source. Samorini (2001), who explored Tassili region (Figs. 33-37), did not identify the mushroom. He only supposed that those mushrooms depicted on the walls are related with some psychotropic species such as *Panaeolus* or *Psilocybe*, because of their small size in both murals from Tin-Tazarift (Figs. 34-35) and Matalem-Amazar (Figs. 36-37). The latter depicts is a shaman wearing a mask, and with his entire body covered by mushrooms, including the arms, hands and legs, in an ecstatic state. It is probable that all these depicted mushrooms have some action upon the mind of those people. Samorini supposed that the mushrooms are associated with the dung of some mammals and for this reason he thought that maybe *P. cubensis* is the probable species of mushroom depicted, because some mushrooms of the shaman have some bluish color. However, this color may be a result of oxidation of the original color of the mural. It is therefore considered that *P. mairei* is the mushroom illustrated in these murals. In this way, this is the first known neurotropic species use by man during prehistoric times.

Psilocybe hispanica in a prehistoric mural in Spain (Figs. 5, 38-39)

There are several prehistoric painted rock walls in caves and shelters through Spain, mainly in the Province of Cuenca, as discussed Alonso (1983), Fernández-Miranda and Moure (1977), and Martínez-Perello and Díaz-Andreau (1992) among others. Fungi are not considered in any of these works, except in Akers et al. (2011), which will be discussed below. In the rest of the world the only prehistoric murals linked with the mushrooms are in Africa as discussed above, and in Siberia, where some petroglyphs have been found that are related to shamanistic practices using *Amanita muscaria* (L.: Fr.) Pers. (Dikov, 1971). The Spanish mural that is reviewed here, and previously discussed by Akers et al. (2011), is the first case of a prehistoric mural in Europe related to mushrooms. The relationship of this mural to mushrooms was proposed



Figs. 33-37. Tassili prehistorical murals. 33. Situation of Tassili in the Sahara Desert in Africa (1), Algeria (2) and Morocco (3); 34-35. Running men in a Tassili mural (above the original, below a copy) (from Samorini, 2001); 36-37. A shaman covered by mushrooms (original on the right, a copy on the left) (by Samorini, 2001).

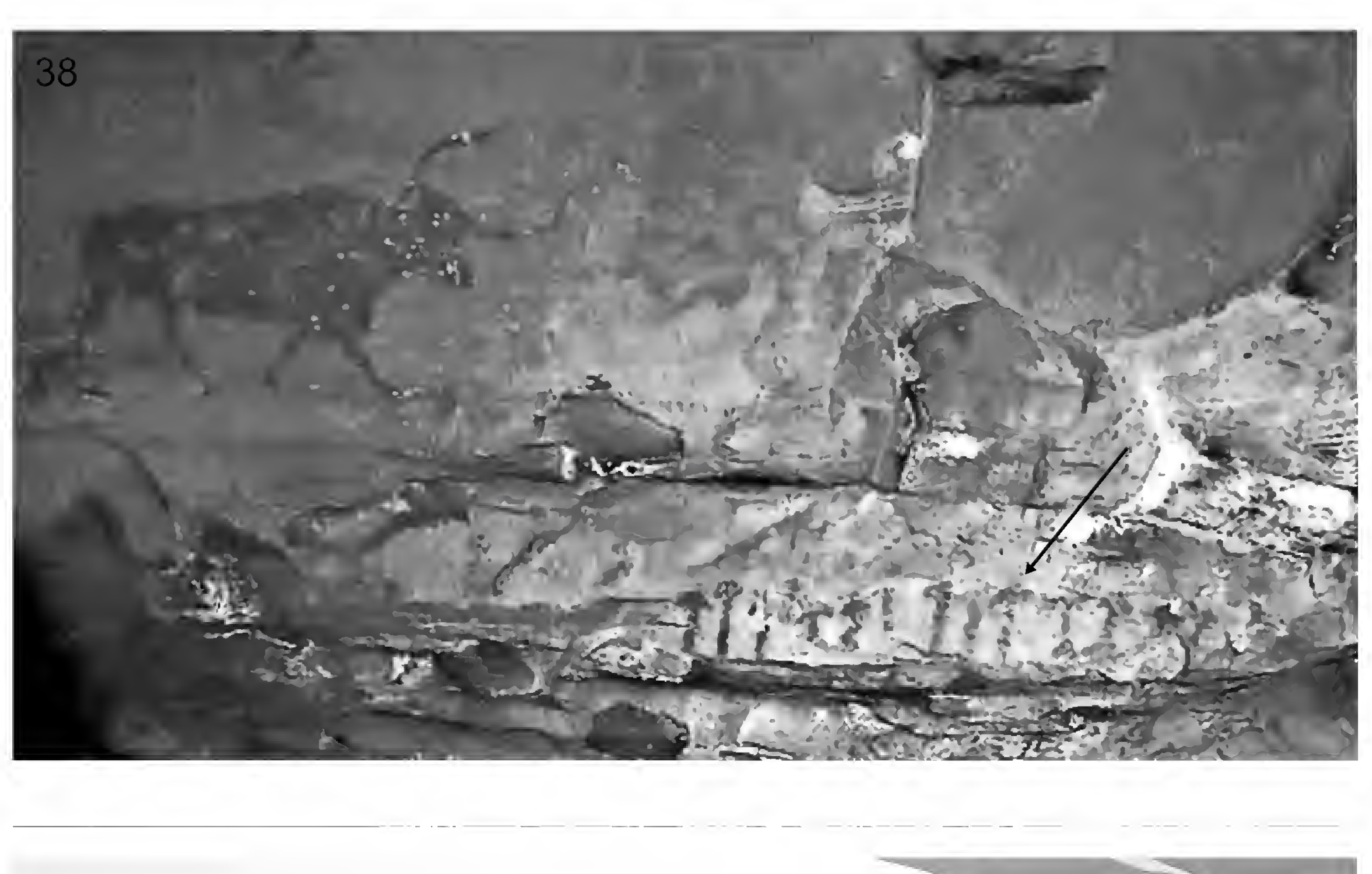




Fig. 38-39. Spanish prehistoric mural depicting mushrooms (those of the arrow). 38. photograph by A. Piper; 39. A digital tracing by J. F. Ruiz (both by Akers et al., 2011).

first by Piper in a personal communication to Guzmán in 2010 for the identification the mushrooms depicted. Guzmán identified those mushrooms as *Psilocybe hispanica* Guzmán, a species described by him from the Pyrenees (Guzmán, 2000), as noted by Akers et al. (2011), based on personal communication by Guzmán in that paper.

The Spanish mural is in the Selva Pascuala region, in the municipality of Villar del Humo, province of Cuenca, in the central-eastern part of the country. This is a mountainous region at 1,000 m elevation, covered by *Pinus* forests. It is located about 270 km from Huesca, in the Pyrenees region. The mural is on the wall of a rock shelter, and represents a hunting scene featuring several primitive men with bows and arrows. The animals in the mural are bulls and deer, and on the right side of the mural, near the middle, is a row of 13 basidiomata. These mushrooms possess a convex, conical to subumbonate pileus, and a straight to sinuous stipe, which relates them closely to *Psilocybe hispanica*, a neurotropical fungus used recreationally by young people in the Pyrenees region, close to Huesca (Guzmán, 2000), as late commented by Guzmán and Castro (2003) and Fernández-Sasia (2006). This species grows on horse dung in subalpine meadows, at 2300 m elevation. It is very probable that the mushrooms depicted at the Selva Pascuala shelter are associated with the dung of bulls and deer, and were used in shamanistic traditions due to their neurotropic action and for the important place which they have on the mural, as discussed by Akers et al. (2011).

It is interesting to compare the habitat of this fungus with that of *P. aztecorum*, a species mentioned in the first part of the present work. This mushroom was described by Heim, based on specimens purchased from indians in a town at the Volcán Popocatépetl, and Guzmán (1978b) later found in a *Pinus* forests in that volcano and also in other mountainous regions, all of them between 2800-4000 m elevation. This demonstrates the great altitudinal range of this fungus, as it is observed also in *P. hispanica*. On the other hand, the fimicolous habitat of this latter, relates the species to *P. coprophila*, *P. cubensis* and *P. semilanceata*. The latter grows on meadows with rich soil and sheep, while *P. coprophila* occurs on dung of many kinds of herbivorous mammals, including horses. However, this latter mushroom is not neurotropic neither bluing (now considered as *Deconica*), and *P. cubensis*, a strongly bluing neurotropic fungus, which also grows on dung of many kinds of herbivorous mammals, is found only in the tropics and subtropics (it is pantropical). Also *P. hispanica* possess a pileus different in form from all those species, because it is not acutely papillate as in *P. semilanceata*, neither convex as *P. coprophila,* nor subumbonate as *P. cubensis*. It is therefore asserted, that the identification of the mushrooms depicted in the Selva Pascuala region as *P. hispanica* is correct. Regarding the relationship of the depicted mushroom to shamanistic practices, it is the case that besides the row of painted mush-

rooms has a special and important place in the mural, and that in two of the basidiomata the stipe presents a bifurcated base, which could lend to anthropomorphic interpretation as legs. Also all these little figures here and on other murals were originally interpreted as schematized human beings by Alonso (1983) and others.

ACKNOWLEDGMENTS

The author is thankful to his work team: Florencia Ramírez Guillén, Alonso Cortés Pérez (both in the laboratory), Manuel Hernández (help with the computer), and Juan Lara (in the herbarium), for their invaluable duties. Also Ramírez Guillén reviewed the first draft manuscript. Thanks are extended to the authorities of Instituto de Ecología at Xalapa, for their support. All curators of the herbaria mentioned are acknowledged, especially Louisa Bouhiered from LRZA in Algeria and Margaret Young Sánchez from the Denver Museum. G. Malençon† provided important information about the type of *Psilocybe mairei.* J. Cabezas and A. C. Espinoza, editors of Antropología Mexicana, kindly gave authorization for to use some pictures. L. Soria, a student from the Universidad Autónoma del Estado de México at Toluca, provided some mushrooms and pictures on *P. muliercula*. M. Babos† from Budapest kindly sent to the author information on Tassili murals. C.M. Torres from Spain provided important information. R. Fernández-Sasia from Spain gave mushrooms and pictures of *P. hispanica*. A. Piper from England sent to the author the information about the prehistoric mural from Selva Pascuala. Brian P. Akers kindly reviewed this article and gave important information. Laura Guzmán-Dávalos reviewed some details on *Psilocybe zapotecorum.* Thanks to Isabel Lasserre for her critical opinions.

LITERATURE CITED

Aguilar, M. 2003. Etnomedicina en Mesoamerica (Alucinógenos del México Prehispánico). Arqueol. Mex. 59(10): 26-31.

Akers, B. P., J. F. Ruiz, A. Piper and C. A. P. Ruck. 2011. A prehistoric mural in Spain depicting neurotropic *Psilocybe* mushroom? Econ. Bot. 65: 121-128.

Álvarez, J. R. 1978. Enciclopedia de México, México. Vol. XI. Ed. Planeta. Barcelona, Spain. pp. 224-227.

Alonso, A. 1983. Los conjuntos rupestres de Marmalo y Castellón de Los Machos (Villar del Humo, Cuenca). Empúries 45-46: 8-29.

Babos, M. 1997. A *Psilocybe cyanescens* Wakefield emend. Krieglsteiner elõfordulása Magyarországon. Mykol. Közlem. Clusiana 36: 5-12.
Caso, A. 1963. Representación de hongos en los códices. Estudios de Cultura Náhuatl 4: 27-38.
Cifuentes, J. and G. Guzmán. 1981. Descripción y distribución de hongos tropicales (Agaricales) no conocidos previamente de México. Bol. Soc. Mex. Mic. 16: 35-61.
Díaz, J. L., 2003. Las plantas mágicas y la conciencia visionaria (Alucinógenos del México Prehispánico). Arqueol. Mex. 59(29): 18-25.
Dikov, N. N. 1971. Naskal'nyie zagadki drevnei Chukotki: petroglify pegtymelie (Rock art puzzles of Aancient Chukotka: Pegtymel petrographs). Nauka Publsihers. Moscow, Russia. 128 pp.
Donitz, R., Ma. de los A. Olay and J. C. Reyes. 2001. Museo Universitario de Arqueología de Manzanillo y Museo Universitario Alejandro Rangel Hidalgo (Los tesoros de Colima). Arqueol. Mex., Ed. Especial 9: 1-80.
Fernández-Miranda, M. and J. A. Moure. 1977. El abrigo de Verdelpino (Cuenca): Noticias de los trabajos de 1976. Trabajos de Prehistoria 34: 31-84.
Fernández-Sasia, R. 2006. *Psilocybe hispanica* Guzmán, un taxon novedoso en nuestro entorno. Rev. Errotari 3: 73-76.
Furst, P. T. 1974. Hallucinogens in precolumbian art. In: King, M. E and I. R. Taylor (eds.). Art and environment in native America. Texas Techn. University Press. Lubbock, USA. pp. 55-102.
Guzmán, G. 1960. Nueva localidad de importancia etnomicológica de los hongos neurotrópicos mexicanos (Necaxa, Puebla, México). Ciencia (Méx.) 20: 85-87.
Guzmán, G. 1968. Aportaciones sobre los hongos alucinógenos mexicanos y descripción de un nuevo *Psilocybe*. Ciencia (Méx.) 26: 25-28.
Guzmán, G. 1978a. Further investigations of the Mexican hallucinogenic mushrooms with descriptions of new taxa and critical observations on additional taxa. Nova Hedw. 29: 625-644.
Guzmán, G. 1978b. Variation, distribution, ethnomycological data and relationships of *Psilocybe aztecorum*, a Mexican hallucinogenic mushroom. Mycologia 70: 385-396.
Guzmán, G. 1982. Nuevos datos sobre el género *Psilocybe* y descripción de una nueva especie en México. Bol. Soc. Mex. Mic. 17: 89-94.
Guzmán, G. 1983. The genus *Psilocybe*. Beih. Nova Hedwigia 74: 1-439 + 40 plates.
Guzmán, G. 1995. Supplement to the monograph of the genus *Psilocybe*. In: Petrini, O. and E. Horak (eds.). Taxonomic monographs of Agaricales. Bibl. Mycol. 159: 91-141.
Guzmán, G. 1997. Los nombres de los hongos y lo relacionado con ellos en América Latina. Instituto de Ecología, A.C., Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Xalapa, Mexico. 357 pp.
Guzmán, G. 1999. Las especies del género *Psilocybe* conocidas de Veracruz (México). Acta Bot. Mex. 49: 35-46.
Guzmán, G. 2000. New species and new records of *Psilocybe* from Spain, the U.S.A. and Mexico, and a new case of poisoning by *P. barrerae*. Doc. Mycol. 29(116): 41-52.
Guzmán, G. 2007. Les champignons sacrés du Mexique. Champignons Magaz. 56: 119-123.

Guzmán, G. 2009. The hallucinogenic mushrooms: diversity, traditions, use and abuse with special reference to the genus *Psilocybe*. In: Misra, J. K. and S. K. Deshhmukh (eds.). Fungi from different environments. Science Pubs., Enfield, UK. 405 pp.

Guzmán, G., V. L. Bononi and R. A. Piccolo. 1984. New species, new varieties and a new record of *Psilocybe* from Brazil. Mycotaxon 19: 343-350.

Guzmán, G. and M. L. Castro. 2003. Observations on some known species of *Psilocybe* from Spain and description of a new species. Bol. Soc. Micol. Madrid 27: 181-187.

Guzmán, G., F. Escalona, F. Ramírez-Guillén and J. Q. Jacobs. 2004. New hallucinogenic mushrooms in Mexico belonging to the genus *Psilocybe*. Int. J. Med. Mushrooms 6: 275-286.

Heim, R. 1956. Les champignons divinatoires recueillis par Mme. Valentina Pavlovna Wasson et M. R. Gordon Wasson au cours des leurs missions de 1954 et 1955 dans les pays mije, mazatèque, zapotèque et nahua du Mexique méridional el central. Compt. Rend. Séances Acad. Sci., Paris 242: 1389-1395.

Heim, R. 1957a. Les agarics hallucinogènes du genre *Psilocybe* recueillis au cours de notre récente mission dans le Mexique méridional et central en compagnie de M. R. Gordon Wasson. Compt. Rend. Séances Acad. Sci., Paris 244: 695-700.

Heim, R. 1957b. Notes préliminaires sur les Agariccs hallucinogènes du Mexique, IV: Breves latinae diagnoses hallucinogenarum Mexicanarum psilocybarium ad fera specimina pertinentium. Rev. Mycol. 22: 58-79.

Heim, R., R. Cailleux, R. G. Wasson and P. Thévenard. 1966. Nouvelles investigations sur les champignons hallucinogènes. Arch. Mus. Nat. Hist. Nat. 7(9): 115-218.

Heim, R. and R. G. Wasson. 1958. Les champignons hallucinogènes du Mexique. Arch. Mus. Nat. Hist. Nat.7(6) :1-322.

Keenan, J. 2005. Looting the Sahara: the material, intellectual and social implications of the destruction of cultural heritage (Briefing). Jour. North Africa Studies 10: 471-489.

Krieglsteiner, G. J. 1984. Studien zum *Psilocybe cyanescens*-komplex in Europa. Beitr. Kennth. Pilze Mitteleur. 1: 61-94.

Kühner, R. and H. Romagnesi. 1953. Flore analytique des champignons supérieurs. Masson, Paris, France. 557 pp.

León-Portilla, M. 1999. Pionero de la antropología. Fray Bernardino de Sahagún. Arqueol. Mex. 6(36): 8-13.

Lhote, H. 1968. Données récentes sur les gravures et les peintures rupestres du Sahara. In: Ripoll Perellô, E. (ed.). Simposio Internacional de Arte Rupestre, Diputación Provincial. Barcelona, Spain. pp. 273-290.

Maire, R. 1928. Diagnoses des champignons inédits de l'Áfrique du Nord. Bull. Soc. Mycol. Fr. 44: 37-56.

Malençon, G. 1942. Notes critiques sur quelques Hyménomycètes d'Europe et de l'Áfrique du Nord. Bull. Soc. Mycol. Fr. 57: 14-56.

Malençon, G. and R. Bertault. 1970. Flore des champignons supérieurs du Maroc. Vol. I. Centre Nat. Recherche Scientifique & Faculté de Sciences. Rabat, Morocco. 601 pp.

Martínez-Perello, M. I. and M. Díaz-Andreau. 1992. El abrigo pintado de La Hoz de Vicente (Minglanilla, Cuenca). Espacio, Tiempo y Forma, ser. I. 5: 177-206.

Noordeloos, M. E. 2011. Strophariaceae s. l. Fungi Europaei Vol. 13. Edizione Candusso. Alassio, Italy. 648 pp.

Norvell, L. 2007. Report of the Nomenclature Committee for Fungi: 15. Taxon 59: 291-293.

Redhead, S. A., J. M. Moncalvo, R. Vilgalys, P. B. Matheny, L. Guzmán-Dávalos and G. Guzmán. 2007. Proposal to conserve the name *Psilocybe* (Basidiomycota) with a conserved type. Taxon 56: 255-257.

Sahagún, Fray B. 1530. Historia general de las cosas de la Nueva España. (with several reprints both in Spanish and English, besides two Indian Codexes, Florentino and Magliabechiano, both in Nahuatl and Spanish. Cited also as 1569-1582. The book IX reported the name "nanácatl" and the book XI "teonanácatl"). One of the Spanish reprints is in 1955 from Ed. Alfa, at Mexico City, three vols, where in Vol. II, pp. 1-503, there are the words "nanácatl" and "teonanácatl".

Samorini, G. 2001. Funghi allucinogeni. Studi etnomicologici. Telesterion, Dozza, Italy. 249 pp.

Schultes, R. E. 1939. Plantae Mexicanae II. The identification of teonanácatl, a narcotic Basidiomycete of the Aztecs. Bot. Mus. Leafl., Harvard Univ. 7: 37-56.

Schultes, R. E. 1940. Teonanácatl, the narcotic mushroom of the Aztecs. Amer. Anthropol. 42: 429-443.

Schultes, R. E. 1972. Hallucinogens in the Western Hemisphere. In: Furst P. (ed.). Flesh of the gods: The ritual use of hallucinogens. Praeger Publs. New York, USA. pp. 3-54.

Schultes, R. E. 1976. Hallucinogenic plants. Golden Press. New York, USA. 160. pp.

Schultes, R. E. and A. Bright. 1979. Ancient gold pectoral from Colombia: mushroom effigiers? Bot. Mus. Leafl. Harvard Univ. 27: 113-141.

Schultes, R. E. and A. Hofmann. 1979. Plants of the gods: origins of hallucinogenic use. McGraw-Hill. New York, USA. 192. pp.

Singer, R. 1958. Fungi Mexicani, series secunda-Agaricales. Sydowia 12: 221-242.

Singer, R. 1973. Diagnoses fungorum novorum Agaricalium III. Beih. Sydowia 7: 1-106.

Singer, R. and A. H. Smith. 1958. Mycological investigations on Teonanácatl, the Mexican hallucinogenic mushroom II. A taxonomic monograph of *Psilocybe*, section *Caerulescentes*. Mycologia 50: 262-303.

Stamets, P. 1996. Psilocybin mushrooms of the world. Ten Speed Press. Berkeley, USA. 245 pp.

Torres, C. M. 2006. Darien pendants: Evidence for the use of visionary mushrooms in the northern Andes. Revista Cultura y Droga 11: 47-62.

Wasson, R. G. 1957. Seeking the magic mushroom. Life, May 13, New York (translated to Spanish as "En busca del hongo mágico", June 3, 1957 issue. Reprinted in Spanish in 1996 in Espacios (Univ. Aut. Puebla) 14(20): 21-27.

Wasson, R. G. 1980. The wondrous mushroom. Mycolatry in Mesoamerica. McGraw-Hill. New York, USA. 247 pp.

Wasson, V. P. and R. G. Wasson. 1957. Teonanácatl. The sacred mushrooms of the Nahua. In Mushrooms, Russia and History. Vol. 1. Pantheon Books. Nueva York, USA. pp. 215-334.

Williams, A. R. 2012. Los señores Dorados de Panamá (El Dorado de Panamá). Las tumbas de los antiguos jefes de Centro América. Nat. Geo. Mag. January. pp. 66-81.

Recibido en febrero de 2012.

Aceptado en mayo de 2012.

Acta Botanica Mexicana 100: 107-134 (2012)

DIRECT SEEDING OF *BROSIMUM ALICASTRUM* SW. (MORACEAE) AND *ENTEROLOBIUM CYCLOCARPUM* (JACQ.) GRISEB. (MIMOSACEAE) IN DIFFERENT HABITATS IN THE DRY TROPICS OF CENTRAL VERACRUZ

Javier Laborde[1, 2] & Isabel Corrales-Ferrayola[1]

[1]Instituto de Ecología, A.C.carretera antigua a Coatepec 351, El Haya, 91070 Xalapa, Veracruz, Mexico.
[2]Autor para la correspondencia: javier.laborde@inecol.edu.mx

ABSTRACT

Secondary forest in the seasonal tropics is usually dominated by a few pioneer tree species (usually wind-dispersed), while animal-dispersed species with large seeds may be absent. Several studies have shown that directly seeding these tree species in abandoned pastures can be successful; however, information is lacking about the optimal habitat conditions for sowing. We selected two large-seeded zoochorous canopy tree species that are common in the semi-deciduous tropical forest of central Veracruz, Mexico: *Brosimum alicastrum* and *Enterolobium cyclocarpum*. Their seeds were sown in seven habitats: six forming a gradient of increasing vegetation structure, from active pasture to 10-year-old secondary forest, and an old-growth forest. We assessed seed predation by granivores, protecting half of the seeds in wire cages. For a year we monitored seedling emergence, survival and growth, re-visiting the sites four-and-a-half years later. Seedling emergence was relatively high (75% in *Brosimum*, 60% in *Enterolobium*) and fairly even among habitats. Surprisingly, no seeds were removed by granivores. *Enterolobium* seedling survival and growth was higher in open habitats (around 60% survival up to a year) than in habitats shaded by woody plants (<10%). For *Brosimum*, the reverse was true; its seedlings survived and grew better under a dense woody canopy (>80% survival) than in open sites (0%). Our results show that abandoned pastures and secondary forests can be successfully enriched by directly seeding poorly-dispersed forest canopy tree species, if the right habitat for sowing is chosen with care and based on the ecology of seedling establishment of the desired species.

Key words: forest recovery, large-seeded trees, secondary forest, seed predation, seedling establishment, semi-deciduous tropical forest.

RESUMEN

Los acahuales (i.e. selvas secundarias) de zonas tropicales secas o estacionales, suelen ser pobres en especies arbóreas y dominados por unas cuantas especies de arbustos y árboles pioneros, usualmente dispersados por viento, siendo notable la ausencia de plantas arbóreas del dosel cuyas semillas relativamente grandes dependen de vectores animales para su dispersión. Varios estudios han encontrado que la siembra directa de especies arbóreas zoócoras con semillas grandes, en pastizales abandonados puede ser una práctica exitosa para enriquecer y acelerar la sucesión secundaria. Sin embargo, todavía no se conocen cabalmente las condiciones de hábitat o etapa sucesional óptima para realizar la siembra directa de semillas de árboles de fases sucesionales tardías. En este estudio seleccionamos dos especies arbóreas con semillas zoócoras relativamente grandes, que suelen formar parte del dosel de las selvas sub-caducifolias del centro de Veracruz: *Brosimum alicastrum* y *Enterolobium cyclocarpum*. Las sembramos en siete hábitats; seis de ellos representando un gradiente de menor a mayor complejidad estructural o desarrollo sucesional, desde pastizal activo hasta acahual de 10 años y el hábitat restante fue selva mediana sub-caducifolia bien conservada. Evaluamos experimentalmente la importancia de la depredación de semillas, protegiendo la mitad de ellas sembradas dentro de jaulas diseñadas para excluir a vertebrados granívoros. Durante un año monitoreamos la emergencia, supervivencia y crecimiento de plántulas, marcando a las que sobrevivieron su primer año, para ser registradas cuatro años y medio después. Un porcentaje relativamente alto de plántulas emergió de las semillas sembradas (75% en *Brosimum*, 60% *Enterolobium*). No detectamos diferencias significativas en la emergencia de plántulas entre los siete hábitats, ni entre los dos tratamientos de exposición a granívoros (dentro vs. fuera de exclusorios). Ninguna de las semillas sembradas fue removida por granívoros. La supervivencia y crecimiento de *Enterolobium* durante el primer año fue mayor en hábitats abiertos sin cobertura de plantas leñosas (ca. 60%) que en los sombreados por arbustos y árboles (<10%). En contraste, las plántulas de *Brosimum* sobrevivieron y crecieron mucho mejor bajo la sombra de plantas leñosas (>80%) que en hábitats abiertos (0%). Nuestros resultados muestran que los pastizales abandonados y los acahuales pobres en especies arbóreas, pueden ser enriquecidos mediante la siembra directa de árboles de fases sucesionales tardías con baja capacidad de dispersión, siempre y cuando se elija cuidadosamente el hábitat (o etapa sucesional) óptimo para la siembra de semillas, con base en la ecología del establecimiento de plántulas de las especies involucradas. En el centro de Veracruz se puede acelerar la recuperación de la selva, sembrando semillas de *Enterolobium* desde el momento del abandono del pastizal, siempre y cuando se controle el crecimiento de los pastos durante los primeros dos a tres años de crecimiento de las plántulas. A su vez las semillas de

Brosimum deberán sembrarse hasta que los arbustos o árboles pioneros hayan colonizado el sitio y sombreado a los pastos.

Palabras clave: árboles de semillas grandes, depredación de semillas, establecimiento de plántulas, regeneración forestal, selva mediana sub-caducifolia, selva secundaria.

INTRODUCTION

Over the last six decades an unprecedented area of old-growth and secondary forest has been cleared in the tropical Americas, most of which has been converted into pastures (Toledo, 1989; Chazdon, 2003; Griscom & Ashton, 2011). Concomitant with this massive deforestation is the severe fragmentation of the remaining tropical forest, which has left forest fragments of different sizes scattered in a landscape matrix of pastures and other deforested areas. The situation is so extreme that the very existence of tropical forests is in jeopardy in several regions (Challenger, 1998; Terborgh, 1999; Laurance et al., 2006). Clearly, deforestation has to be stopped and the reserves set up to protect tropical forest need to work properly. However, both of these strategies need to be complemented by the restoration of tropical forest in degraded areas if we want to achieve the long term persistence of tropical forest ecosystems and preserve their impressive biodiversity (Terborgh, 1999; Chazdon, 2003; Laurance et al., 2006; Griscom & Ashton, 2011).

Regrettably, the restoration of tropical forest in sites previously used as pastures is not an easy task. Pasture management practices, including grazing by cattle, quickly exhaust the re-sprouting potential of the roots and stumps of woody plants, also depleting the soil seed bank of woody plants (Kellman, 1974; Holl, 1999; Janzen, 2002). Therefore, the main and often the only route by which a tree or any other forest plant might establish in a pasture is the immigration (dispersal) of a seed into the site from a nearby seed source. However, due to the large size of pastures, suitable seed sources (i.e. forested sites) are usually too far away from the pasture to be effective. Furthermore, a large proportion of the tropical woody flora strictly depend on frugivorous animals for seed dispersal and most of these animals are reluctant to leave a forest patch and move into pastures (Holl, 1999; Janzen, 2002; Guevara et al., 2005). Consequently, secondary forests that grow on abandoned pastures are usually poor in tree species, and dominated by a handful of pioneer trees which produce an abundance of small seeds dispersed by the frugivorous birds and bats that are habitat generalists (Janzen, 2002; Guevara et al., 2005; Muscarella & Fleming, 2007).

In tropical dry forest an important proportion of the tree flora is anemochorous (wind-dispersed), and their seeds can reach pastures much more easily than those of zoochorous (animal dispersed) tree species. A first wave of anemochorous trees that colonizes a pasture may dominate the site and delay the recruitment of zoochorous tree species for several decades (Janzen, 2002; Griscom & Ashton, 2011).

Once a tree seed arrives at a pasture it has to overcome new and different obstacles. The seeds could be heavily preyed upon by the granivorous animals that are abundant in abandoned pastures (Doust et al., 2006; García-Orth & Martínez-Ramos, 2008) or the emerged seedlings might be eaten by a variety of herbivores (Holl & Quiros-Nietzen, 1999; Griscom et al., 2005). Those seedlings that escape predators will have to compete with fast-growing grasses and other herbaceous plants, which might easily out-compete them (Hooper et al., 2002; Griscom et al., 2005; Ortega-Pieck et al., 2011). In addition to these two biotic barriers, tree seeds and their seedlings also have to cope with the harsh micro-environmental conditions prevalent in pastures that might hinder recruitment (Aide & Cavelier, 1994; Holl, 1999; Hooper et al., 2002; Janzen, 2002; Chazdon, 2003).

Recent restoration efforts as well as studies on tropical secondary succession indicate that, without assistance, in many cases late successional species might not be able to establish; in particular, large-seeded zoochorous tree species may fail to reach the site or take a very long time to colonize it (Holl, 1999; Janzen, 2002; Florentine & Westbrooke, 2004; Doust et al., 2006; Bonilla-Moheno & Holl, 2010; Cole et al., 2011). The enrichment of abandoned pastures and secondary forest with preferred tree species can be done in two ways: by transplanting seedlings produced in nurseries and by directly sowing their seeds (direct seeding) into the plot. The first has been shown to be successful in several studies (see reviews by Florentine & Westbrooke, 2004; Griscom & Ashton, 2011), however it is very expensive and usually limited to the few tree species that, owing to their high commercial or agricultural value, are available in nurseries (Cole et al., 2011). Direct seeding, on the other hand, is much cheaper and has been used more frequently in recent years (Campana-Camargo et al., 2002; Hooper et al., 2002; Doust et al., 2006; García-Orth & Martínez-Ramos, 2008; Bonilla-Moheno & Holl, 2010; Cole et al., 2011). Although several studies have shown that direct seeding is a promising practice for accelerating forest succession and enriching secondary forests, there have been some contradictory results. In most of the studies in which the sown seeds failed to become seedlings there was no explicit control of seed predation and so it is not possible to know whether establishment failure was due to seed predators or to unsuitable micro-environmental conditions. Additionally, most of the direct seeding

studies have been done in recently abandoned pastures, with only a few in secondary forests that vary in age, vegetation structure and microclimate (Campana-Camargo et al., 2002; Bonilla-Moheno & Holl, 2010; Cole et al., 2011). Also most of these studies have been done in the humid tropics. Thus, more information is needed on whether direct seeding can be equally successful when carried out in different types of habitat, particularly in more seasonal or drier tropical regions, and whether the tree species of old growth forest have different optimal habitats where their seedling survival and growth are maximized. In addition, we need to discern to the best of our ability, the reasons that sown seeds fail to produce successful seedlings in different habitats and circumstances.

For this study, we selected *Brosimum alicastrum* and *Enterolobium cyclocarpum*, two large-seeded zoochorous tree species that are common in the canopy of the original semi-deciduous tropical forest of central Veracruz, Mexico. Seeds of both species were sown in seven habitats that have contrasting vegetation cover and composition; six of them ranging from active pasture to a 10-year-old secondary forest. As a reference forest we included a remnant of old-growth forest that has been protected since 1977. We explicitly assessed the importance of seed predation by granivores, protecting half of the sown seeds inside wire cages. Over the course of a year we monitored seedling emergence, survival and growth, carefully recording the causes of seedling mortality in each of the seven habitats. We revisited the sites to make final measurements of growth and survival four-and-a-half years later. Our aim was to compare seedling performance among the seven habitats and determine if there is an optimal habitat for direct seeding of large-seeded canopy tree species, and to assess whether the two tree species have different optimal habitats for seedling recruitment.

If seed removal by granivores is a major factor preventing the establishment of sown seeds, then we expect seedling emergence to be higher inside the wire cages than outside them. The intensity of seed removal may vary widely among the habitats studied, in accordance with the habitat preferences and densities of seed predators: in grass dominated habitats we expect a high rate of seed removal by rodents, however in the forest of the study site it has been reported that the red land crab (*Gecarcinus lateralis*) removes tree seeds and recently emerged seedlings from the forest floor (including *Brosimum*). Our results will reveal in which habitats seed predation is a strong impediment to direct seeding. Since *Brosimum* seeds are highly nutritious and unprotected, while those of *Enterolobium* are protected by a woody testa and not as palatable to granivores, we also expect a higher rate of seed removal for *Brosimum*. Differences in seedling survival and growth among habitats

will reveal if there is an optimal habitat for sowing. Since differences in the floristic composition and vegetation structure of the seven studied habitats roughly resemble differences in forest recovery (i.e. secondary successional stage), the results of this study will show if there is an optimal moment in succession after pasture abandonment, when the selected species should be sown. Additionally, we did a field manipulation experiment during the first year of the study, removing the grass foliage from a grassland site without cattle, in order to minimize light competition between the grasses and emerged woody seedlings. This will tell us if this time consuming and demanding activity positively affects seedling growth or survival in abandoned pastures.

METHODS

Study site

This research was carried out in the “Centro de Investigaciones Costeras La Mancha” (CICOLMA) biological station located on the coast of the Gulf of Mexico in central Veracruz, Mexico (19°35'50" N; 96°22'45" W) and managed by the Instituto de Ecología, A.C. (INECOL). Climate is Aw_2 tropical wet and dry or sub-humid with summer rains (Köppen modified by García, 1981; cited in Moreno-Casasola, 2006). Mean annual precipitation is 1286 mm/year (range: 899 to 1829 mm/year), the driest months are November to May (≤60 mm/month) and the wettest are June to September (>150 mm/month). Mean annual temperature is 25.6 °C; mean values of the coldest and hottest month are 21.1 °C (January) and 27.3 °C (June), respectively (Moreno-Casasola, 2006; unpublished data from 1981 to 2006 collected at the CICOLMA meteorological station). There is an extensive system of Pleistocene-age sand dunes in the region and at the CICOLMA station a fossil dune dating from the Late-Glacial age has been overrun by a large N-S arm of a parabolic dune that is no more than a few hundred years old. In the fossil dune, sand-sized particles comprise 70 to 80% of the soil with noticeable clay formation, while in the recent dune soils are mostly pure sand (>95%). Both dune soils have very high water infiltration rates in comparison with most other soil types and both are also comparatively poor in nutrients (Kellman & Roulet, 1990; Moreno-Casasola, 2006).

The biological station and its protected area were established in 1977 when its 71.4 ha were mainly undisturbed native vegetation. In 1995 an adjacent, irregular 11.9 ha polygon (covered mainly by pastures) was added to the reserve. Currently, CICOLMA covers 83.3 ha, and the main vegetation types are semi-deciduous

tropical forest (43.7 ha) and coastal dune scrub (24.5 ha), with the rest comprised of several small patches of different vegetation types, including wetlands and low stature tropical dry forest or scrub (Moreno-Casasola, 2006). In the area added to the reserve in 1995, there is a plot of approximately 6 ha (±200 × 300 m) that, prior its annexation, was used for over 20 years as a pasture for cattle and was planted with the African grass *Panicum maximum*. In 1995, the cattle were removed from this plot in order to start a long term study of vegetation change. Ten years later, in 2005 a secondary forest, 8 to 10 m tall, had covered most of the plot, except for a 90 × 60 m patch in one of the corners that still was covered by grasses. Five of the seven habitats in which seeds were sown in this study, were located inside this experimental plot (details below). The grassland patch within the 6 ha abandoned plot, allowed us to trace transects that represented a vegetation gradient of increasing structural complexity, from tree-less habitat covered by grasses, to habitats with incipient and recent tree colonization at the edge of the grassland-secondary forest, up to densely shaded habitat in the interior of the 10 year old secondary forest; which roughly resembles a successional gradient (Fig. 1).

Species selected and experimental design

The two species selected -*Brosimum alicastrum* and *Enterolobium cyclocarpum*- are among the most common and largest trees of the semi-deciduous tropical forest of the region. *Brosimum* (hereafter only the genus will be used) is a common canopy tree in both the humid and dry tropical forests of Mexico and Central America. Its seeds (13 to 20 mm in diameter) are dispersed by vertebrate frugivores, mainly bats and other mammals (Peters, 1991; Pennington & Sarukhán, 1998). *Enterolobium* is a deciduous tree common in lowland tropical areas from Mexico to the northern part of South America, and is also relatively common in moist and dry tropical forest. Even though it can form part of the canopy of old growth forest it is also common in open conditions, including savannas and pastures. Its presence in forested patches is usually taken as a sign of past disturbance and it is commonly regarded as a mid to late secondary species (Blain & Kellman, 1991; Pennington & Sarukhán, 1998; Williams-Linera et al., 2011). *Enterolobium* seeds (15 to 20 mm in length; 10 to 12 mm wide) are mainly dispersed by ruminants, including domestic livestock and occasionally by hoarder rodents (Janzen et al., 1985); hydrochory may also be an important dispersal mechanism where flooding occurs (*Enterolobium* pods float; Hunter, 1989).

Seeds were collected between mid-July and early-August in 2005. Most *Brosimum* seeds were collected from beneath the canopy of five large trees, and ca.

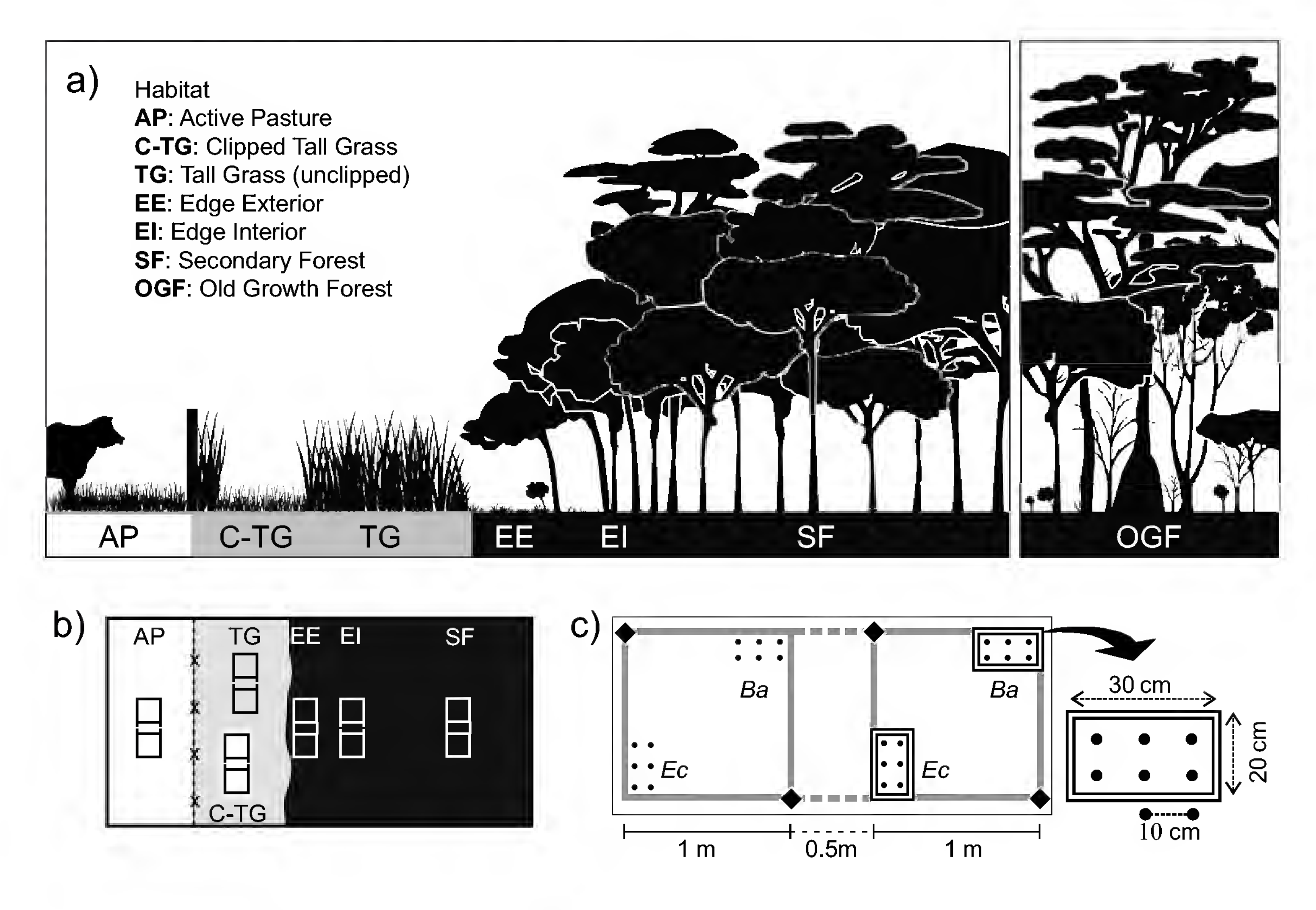


Fig. 1. Sowing experimental design: a) Schematic vertical profile of the seven habitats where seeds were sown (×3 replicates or transects); b) Spatial arrangement of sowing blocks in the habitats (OGF, not shown); c) Sowing block layout and treatments: *Ba* (*Brosimum alicastrum*), *Ec* (*Enterolobium cyclocarpum*), cage or granivore exclosure (═╗), sowing point (●), permanent stake (◆).

20% of them were collected under a compact group of mango (*Mangifera indica*) trees which were being used as feeding roosts by bats. Seeds were carefully picked, choosing only those from which the fruit pulp had been completely removed by frugivores and had recently fallen to the ground. *Enterolobium* pods were collected below the canopy of three large trees. At the time the seeds were collected, 25 to 30% of the ripe pods of the 2005 crop were still on the tree. Only large, recently fallen pods were collected. Seeds were extracted from the pods and cleaned under water to remove the thin pulp and only large, well formed seeds were selected.

Seeds were sown in seven distinct habitats which represent a gradient of vegetation cover and successional development from active pasture to 10-year-old secondary forest, and a protected old growth forest (Fig. 1). The 6 ha experimental plot described above was central to the layout of the experimental sowing blocks of this study. The first habitat was an active pasture (i.e. a pasture with grazing cattle; here-

after, AP) adjacent to the experimental plot and outside the limits of CICOLMA. The cattle were being raised using the management practices common in the region, with a stocking density of one adult cow per hectare (for more details see Moreno-Casasola, 2006). Pastures in the area have low densities of isolated shade trees and are dominated by an African grass *Panicum maximum*, which when grazed properly grows dense foliage 5 cm in height. When overgrazed, the cover of *P. maximum* is reduced while that of ruderal herbs and native grasses (*Paspalum* and *Axonopus*) increase. The other five habitats were located inside the 6 ha experimental plot: two within the patch still covered by grasses, another two at the border between the secondary forest and this grassland patch, and another inside the secondary forest (Figs. 1a, 1b). The grassland patch was dominated almost exclusively by *P. maximum*, which in the absence of cattle grows densely and surpasses 1 m in height, reaching up to 2 m during the rainy season. We called this the tall grass habitat (TG), and sowed seeds directly beneath the grass without disturbing it. Two meters away from TG, we established a paired sowing site where we regularly clipped the grassland turf to keep it at a height less than 5 cm during the first year of the study (i.e. until September 2006) and called this the clipped tall grass (C-TG) habitat, where competition with the grass foliage was minimized.

The next habitat was at the outer edge of the secondary forest, beneath the canopy of the outer line of colonizing trees, less than 5 m away from the open grassland, and we called this the edge exterior (EE) habitat. Seeds were sown in EE beneath the single, sparse layer of woody cover (1-3 m tall), under which sparse and relatively short (<20 cm tall) tufts of grass and heliophytic herbs (50 to 60% of ground cover) were growing, the rest was bare soil. The next habitat was the edge interior (EI), situated 10 to 15 m away from the grassland, on the inside of the outer line of trees that formed the forest edge. The sowing sites of this habitat were shaded by several trees up to 5 m tall, and on the ground heliophytic herbs and grasses were rare (<10% ground cover). The next habitat was the interior of the 10-year-old secondary forest (SF) for which we placed the sowing sites more than 50 m away from the forest edge. The tree canopy at SF sites was 10 m high, with a dense layer of tree foliage 5 to 10 m above the ground. The ground in SF sites was completely covered with leaf litter and devoid of heliophytic herbs and grasses. Vegetation sampling in this secondary forest in 2006 (eleven years after abandonment) recorded 55 species of woody plants with a DBH ≥2.5 cm and a stem density of 12.6 to 18.8 stems per 100 m^2 (unpublished data). Three anemochorous woody species -*Diphysa robinioides*, *Mimosa tricephala* and *Cedrela odorata*- were dominant, accounting for 36.6% of the abundance. A mere 10% of woody stems with DBH ≥2.5 cm be-

longed to zoochorous tree species, all of which have relatively small seeds (<5 mm in diameter), hence the need to enrich this stand with large-seeded zoochorous tree species. The seventh habitat was the interior of an und isturbed old growth forest (OGF) that has been protected since 1977 in CICOLMA (≈550 m away from the other six habitats). Sowing blocks in OGF were placed more than 70 m away from any canopy light gap or forest edge, and had a 20 m tall primary forest canopy over them that reached maximum foliage density between 12 and 18 m above the ground.

Each of our experimental sowing blocks measured 2.5 × 1 m and consisted of two 1 m^2 square quadrats separated by 0.5 m (Fig. 1c). Within each 1 m^2 quadrat, *Brosimum* and *Enterolobium* were sown in opposite corners placing six seeds of each in two rows of three sowing points, 10 cm apart from each other. At each sowing point one seed was carefully buried 1 cm below the ground. To protect seeds from vertebrate seed eaters, in one quadrat the seeds were protected by a rectangular wire cage measuring 30 × 20 cm and 20 cm in height with a 0.5 cm pore size (granivore exclosure), and in the accompanying quadrat seeds were also buried but left unprotected. Four permanent stakes (Fig. 1c) marked the sowing block's position and allowed for the exact re-location of each sowing point (i.e. all seeds sown). In the different habitats, the sowing blocks were loosely arranged along three transects, each extending from the grassland patch into the secondary forest interior (Fig. 1b), i.e. there were three replicates (sowing blocks) for each habitat. In total, 252 seeds were sown per species. The distance between replicates in the same habitat varied: 40 to 45 m for the tall grass habitats (TG and C-TG); 50 to 55 m for the forest edge habitats (EE and EI) and 90 to 100 m for the OGF, SF and AP habitats.

All seeds were sown from 19 to 22 of August 2005. After sowing, each block was visited weekly during the 1st month, then every 15 days from the 2nd to 4th month and then once per month until May 2006, the last survey of the first year was done in mid-September 2006. In May 2010, almost five years after sowing, the experimental blocks were re-visited for final inspection. It is important to mention that the active pasture (AP) was abandoned in 2008 and its owner stopped raising cattle in there, so in 2010 when we re-visited this site, it had been abandoned for 2 years.

On every field visit, for each sowing point we recorded whether a seedling had emerged or not. Measurements for each emerged seedling were stem diameter (mm) at 3 cm above ground; height (cm) to the final meristem; and seedling leaf area (L.A. in cm^2), estimated by counting the number of leaves in each of three size categories (see below). The date of the field visit when a seedling was found dead was assumed to be the date of death for the survival analysis. When possible, the most likely cause of death was recorded; i.e. herbivory by vertebrate or invertebrate; dehy-

dration; etc.; but if the cause of death was not clear, it was recorded as unknown. To estimate seedling leaf area, we counted the number of leaves in three size categories: small, medium and large; which, for each species, equally divided the range of leaf sizes up to the mean size of the adult leaf into thirds. Only leaves larger than 4 cm long and 1.5 cm wide were taken into account. The outline of several leaves of each size category (20 to 30 per category) was drawn on a piece of paper, directly from the seedling without damaging the leaf. The silhouette of each leaf was placed on a sheet of millimeter graph paper to measure its area to the nearest mm^2 and estimate the mean area of each size category for each species: 15.96, 27.96 and 47.13 cm^2, respectively for the small, medium and large leaves of *Brosimum*, and 27.66, 76.30 and 183.68 cm^2 for *Enterolobium*. The number of leaves in each size category was multiplied by the respective mean area value to obtain the L.A. of each seedling.

Data analysis

Seedling emergence was analyzed separately for each species using a two-way ANOVA, with habitat (7 sites) as one factor and the exclosure treatment (inside *vs*. outside the cage) as the other. Average values of % emergence per habitat-treatment were arc-sin transformed to meet the assumptions of the ANOVA. When statistical differences were detected, a post-hoc multiple contrast Tukey test was used to compare all habitat-treatment combinations. Regardless of emergence date, all emerged seedlings were taken into account for the analyses. Since the wire cages had been placed in the field for the purpose of excluding seed eaters, they were removed when at least one seedling was close to reaching the cage roof. At the end of November 2005 (3 months after sowing) all of the cages had been removed and all seedlings (i.e. from both inside and outside the cages) were used in the seedling survival analysis.

Seedling survival during the first year (September 2005-2006) was analyzed with Kaplan-Meier non-parametric test, comparing survival curves among the 7 habitats for each species separately. The analysis was done in MINITAB© (Release 14.2) using the right-censored non-parametric survival analysis module. Since we do not know what happened between September 2006 and May 2010 (sowing blocks were not visited), the survival data for that period were excluded from the statistical comparison of survival. However, we describe and illustrate the survival results up to May 2010 for each species.

For the comparison of seedling size among habitats, only those habitats with live seedlings in 5 or 6 of their sub-blocks (i.e. groups of 6 sowing points) were included in the statistical analysis. In order to ensure the total independence of mea-

sured seedlings and reliable representativeness per habitat, only one seedling from each of the six sub-blocks was used to calculate the average seedling size per habitat, selecting the seedling with the least apparent damage and that was least overshadowed by neighboring seedlings. In spite of the small sample size per habitat (n = 5 or 6), we expected to detect statistical differences in seedling size if the conditions for growth were different among habitats. Since the seeds of both *Brosimum* and *Enterolobium* are relatively large, and their seedlings are nurtured by their cotyledons for several months, we only compared seedling sizes after one year of growth (September 2006), and after 4.7 years (May 2010). Comparisons among habitats for each species and size variable were done separately using an ANOVA. In habitats with live seedlings in only four independent sub-blocks, average size values are given in Results for illustrative purposes, but were excluded from statistical comparisons. In habitats where there were fewer than four independent seedlings alive, the actual values of the two largest seedlings are given.

RESULTS

Seedling emergence

A total of 189 (75%) seedlings of *Brosimum* emerged from the 252 seeds sown. For *Enterolobium*, 151 (60%) seedlings emerged. Average percent emergence of *Brosimum* seedlings was significantly different among habitats (2-way ANOVA; $F_{(6,28)} = 6.46$; $P < 0.001$), but did not differ between exclosure treatments (outside *vs.* inside cages; $F_{(1,28)} = 2.59$; $P = 0.119$). The interaction between these factors (habitat and exclosure) was not significant ($F_{(6,28)} = 0.55$; $P = 0.763$). *Brosimum*'s emergence was significantly lower in the C-TG habitat (avg. emergence <40%) than in all other habitats, which had no significant differences among them. Average emergence for *Brosimum* surpassed 90% in two habitats: EI and EE (Fig. 2a). Seedling emergence of *Enterolobium* was not significantly different among habitats ($F_{(6,28)} = 1.57$; $P = 0.194$) or between exclosure treatments ($F_{(1,28)} = 0.93$; $P = 0.344$). Emergence tended to be high in AP (>80%), followed by SF (>70%), and in the remaining habitats average emergence was 40 to 70%, however within each of these habitats emergence success varied widely (as shown by the length of S.E. bars in Fig. 2b), explaining why there were no statistical differences among habitats for *Enterolobium* emergence.

To learn the fate of the seeds which failed to emerge, we did the following in September 2006 (one year after sowing): in the sub-blocks where three or more

of the six seeds failed to emerge (10 of 42 sub-blocks in *Brosimum*; 16 of 42 in *Enterolobium*) two of the failed sowing points were randomly chosen to look for the seed and inspect it. In all cases the seed was recovered and had no apparent damage (no rotting, no herbivore attack). It was not possible to determine why these seeds

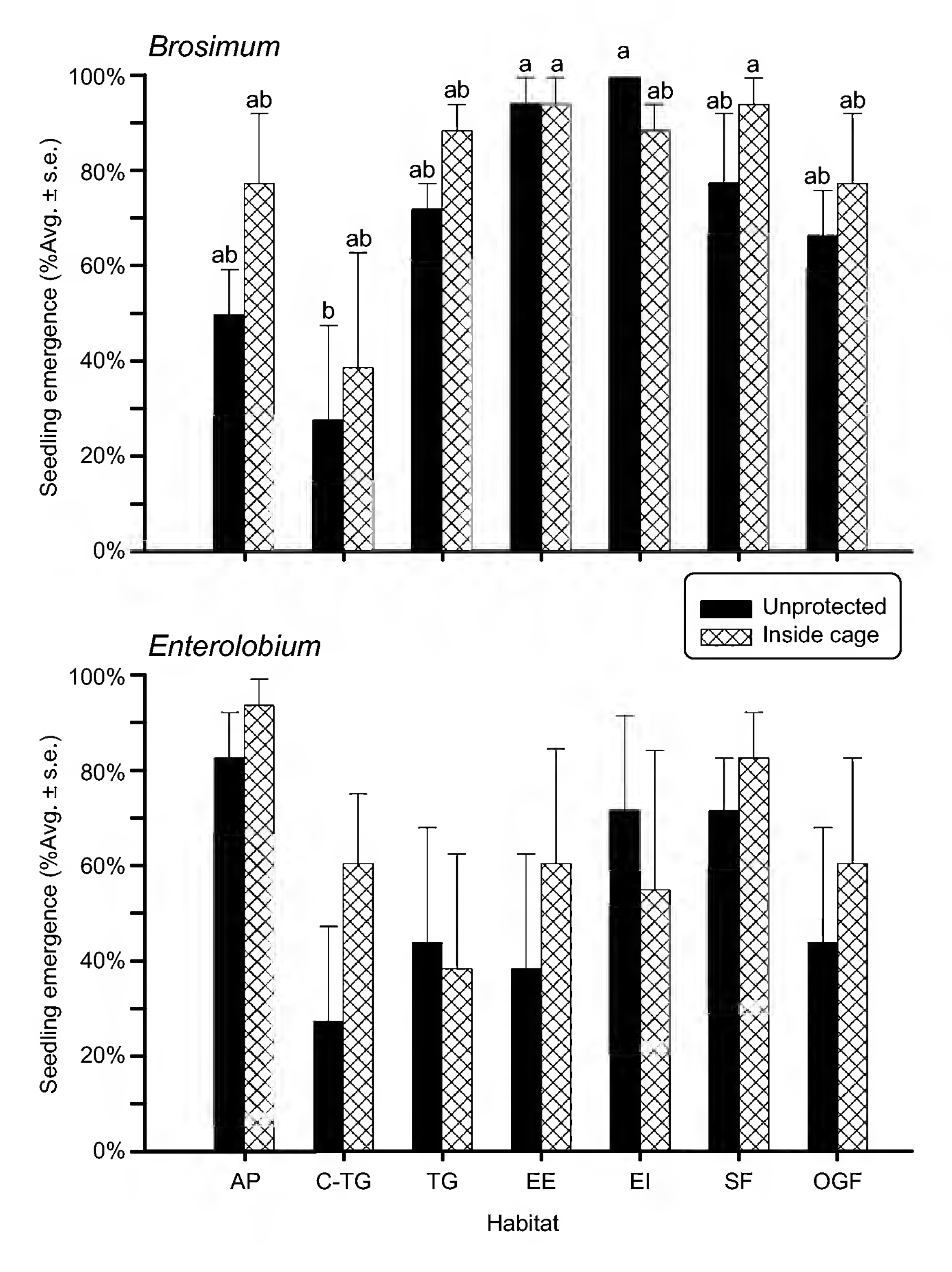


Fig. 2. Average percent (± S.E.) seedling emergence per treatment/habitat for *Brosimum* (upper panel) and *Enterolobium* (lower panel). Black bars = seeds sown without protection; Hatched bars = seeds sown inside cages (granivore exclosures). Habitat legends as in Fig. 1. Bars with different letters on top are significantly different (Tukey test $p<0.05$); see text for two-way ANOVA results for each species.

failed to germinate, while other conspecific seeds, sometimes in neighboring sowing points, germinated successfully.

Seedling survival

Overall survival after one year (in September 2006) was 58.5% and 21.9% of emerged seedlings for *Brosimum* and *Enterolobium*, respectively. In *Brosimum*, seedling emergence started during the fourth week of September 2005 (5 weeks after sowing), by the first week of November 94% of total emergence had occurred and one week later emergence was almost complete. To facilitate the survival analysis, October 15, 2005 was designated as the start of emergence of *Brosimum* seedlings, with their first survival survey taken one month later. For *Enterolobium*, emergence started in the first week of September, 2005 (2 weeks after sowing), by the end of September 81% of total emergence had occurred and one week later was almost complete. September 12, 2005 was designated as the start of emergence for *Enterolobium*, with their first survival survey taken one month later. Seedlings that emerged after November 2005 (two *Brosimum*, five *Enterolobium*) were regarded as late emergences and excluded from survival analysis.

Comparison of survival among habitats

The survival curves for the two species were significantly different among habitats (Fig. 3). For *Brosimum*, the Kaplan-Meier survival analysis shows that up to September 2006, survival curves were significantly different among habitats (log rank test; $Xi^2 = 95.98$; d.f. = 6; $P<<0.001$). The probability of survival to September 2006 (341 days after the start of emergence) was higher than 80% in SF, OGF and EI (93.6%; 92.3%; 82.3%, respectively), and significantly higher than in the other four habitats (non-overlapping 95% Confidence Intervals). The probability of survival to 341 days was moderate in the EE and TG habitats (48.5% and 44.8%, respectively), while in AP and C-TG none of the *Brosimum* seedlings survived to this date (Fig. 3a). It is noteworthy that up to May 2006 (222 days after emergence), the probability of survival was very high in TG (82.8%), but dropped dramatically (by 50%) four months later. *Brosimum* survival to May 2010 (4.7 years after emergence) was highest in EI and SF (73.5% and 71.0%, respectively), intermediate in OGF (53.8%) and lowest in EE (36.4%). None of the *Brosimum* seedlings survived to May 2010 in TG.

Enterolobium survival curves to September 2006 were also significantly different among habitats (log rank test; $Xi^2 = 99.65$; d.f. = 6; $P<0.001$). The probability of survival to September 2006 (371 days after the start of emergence) was highest in C-TG and AP (62.5% and 59.4%, respectively), and significantly higher than in

the other five habitats (non-overlapping 95% C.I.). Survival probability to 371 days was 7.4% in SF and 5.3% in EI, none of the seedlings survived to this date in TG, EE or OGF (Fig. 3b). Up to May 2006 *Enterolobium* survival was much higher in the non-woody habitats (AP, C-TG and TG). In the shaded woody habitats (see Fig.

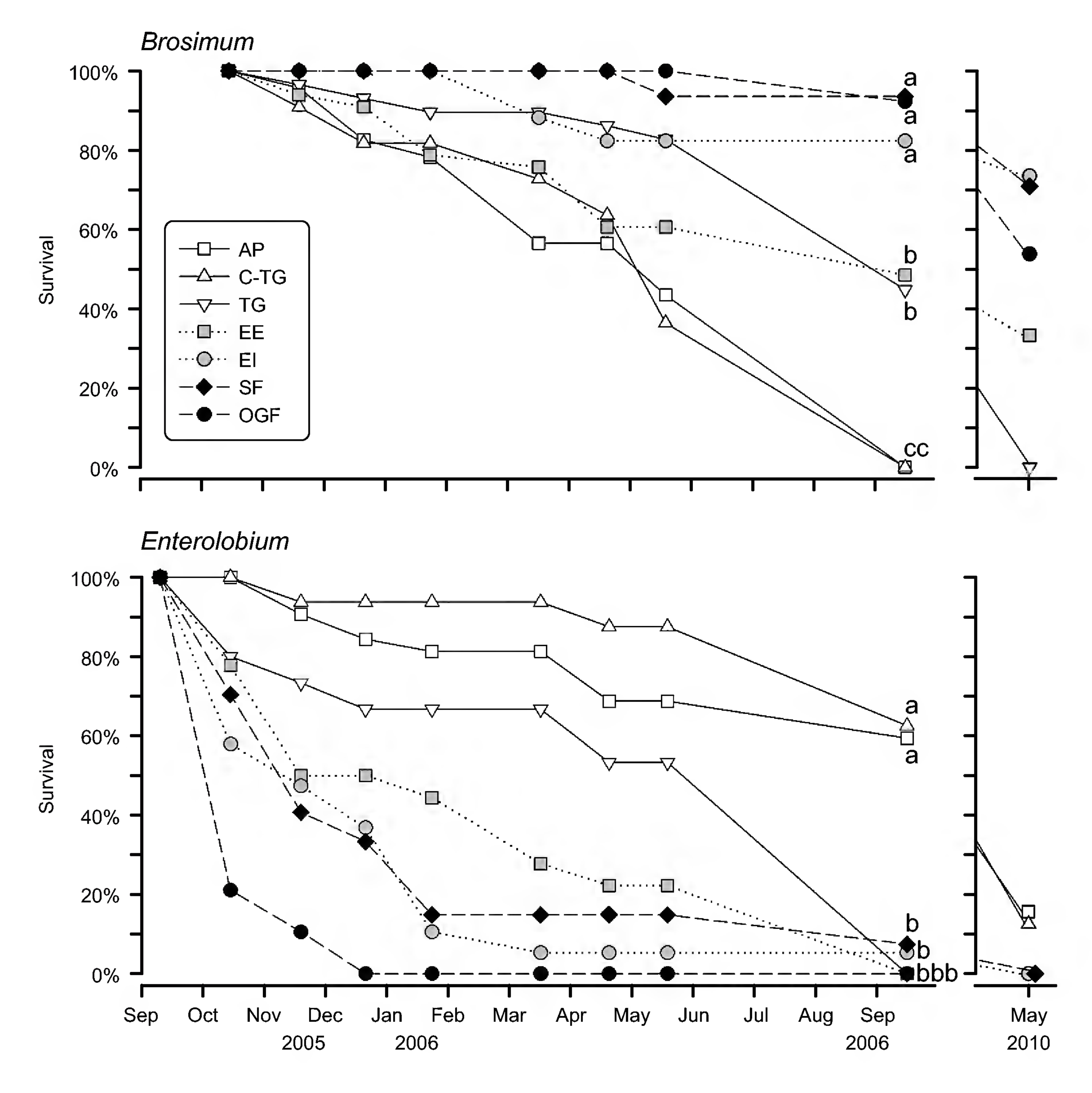


Fig. 3. Survival curves for *Brosimum* (upper panel) and *Enterolobium* (lower panel) in each of the seven habitats (legends as in Fig. 1). Different letters in September 2006 indicate significant differences (non-overlapping 95% C.I.) in survival analysis (Kaplan-Meier non-parametric estimates) see text for statistical results. After September 2006 the next census was the final one in May 2010 (note discontinuity of X axis).

1), seedlings of *Enterolobium* that had emerged, died relatively quickly, usually surviving less than four months. The latter was particularly apparent in OGF (Fig. 3b). *Enterolobium* seedlings only survived to May 2010 (4.7 years after emergence) in AP and in C-TG, with just a few live seedlings in each habitat (15.6% and 12.5%, respectively).

Causes of seedling mortality during the first year

By September 2006, 77 *Brosimum* seedlings had died. The most common cause of death in this species was attack by herbivores (51% of deaths), which was particularly high in AP and EE (Fig. 4a). Cattle was responsible for all of the herbivory deaths in AP, while in EE the main herbivore was an undetermined vertebrate (possibly rabbits or iguanas, though we were unable to identify the animal that had bitten and killed the seedlings). Caterpillars and snails also killed a few *Brosimum* seedlings in EE, and in EI, SF and OGF. The second most important cause of death in this species was wilting during the dry season (35% died of dehydration), which was particularly common in non-wooded habitats (TG, C-TG and AP).

One hundred and thirteen *Enterolobium* seedlings had died by September 2006. Insufficient light (shading) was the main cause of death (50%), and was particularly high in habitats with dense woody cover (OGF, SF and EI) when tree foliage was densest. Herbivory was second in importance (23%), again notably higher in AP (repeated grazing by cattle) and EE (unknown vertebrate). In TG several *Enterolobium* seedlings died during the 2006 rainy season (between June and September), outcompeted by the dense growth of the *P. maximum* foliage during those months (classified as 'other' causes of death in Fig. 4b). Dehydration during the dry season of 2006 was a less important cause of death (11.5%) for *Enterolobium* seedlings (Fig. 4b) than for *Brosimum* (Fig. 4a).

Seedling growth

In September 2006 there were no *Brosimum* seedlings alive in either AP or C-TG. In the remaining five habitats the average size of 1-year-old *Brosimum* seedlings was significantly different in stem diameter ($F_{(4,23)} = 3.41$; $P = 0.025$) and in L.A. ($F_{(4,23)} = 3.91$; $P = 0.015$), but not in average height ($F_{(4,23)} = 1.08$; $P = 0.388$). Taking all three size measurements together, *Brosimum* seedlings performed better in the EI habitat (Table 1), while the least robust 1-year-old seedlings were found in TG and in OGF. After four years, in May 2010 there were no live seedlings in TG, and the largest and most robust 4-year-old seedlings now were those of EE and SF, while those growing in OGF were the smallest (Table 1).

Only two habitats (AP and C-TG) had enough live *Enterolobium* seedlings in September 2006 to compare seedling size (see Methods). After one year of growth, *Enterolobium* seedling size was not significantly different between AP and C-TG for any of the measured variables: stem diameter (t = 1.43; d.f. = 8; P = 0.190), height (t = 0.54; d.f. = 9; P = 0.601) or L.A. (t = 0.30; d.f. = 6; P = 0.773). In September 2006, there

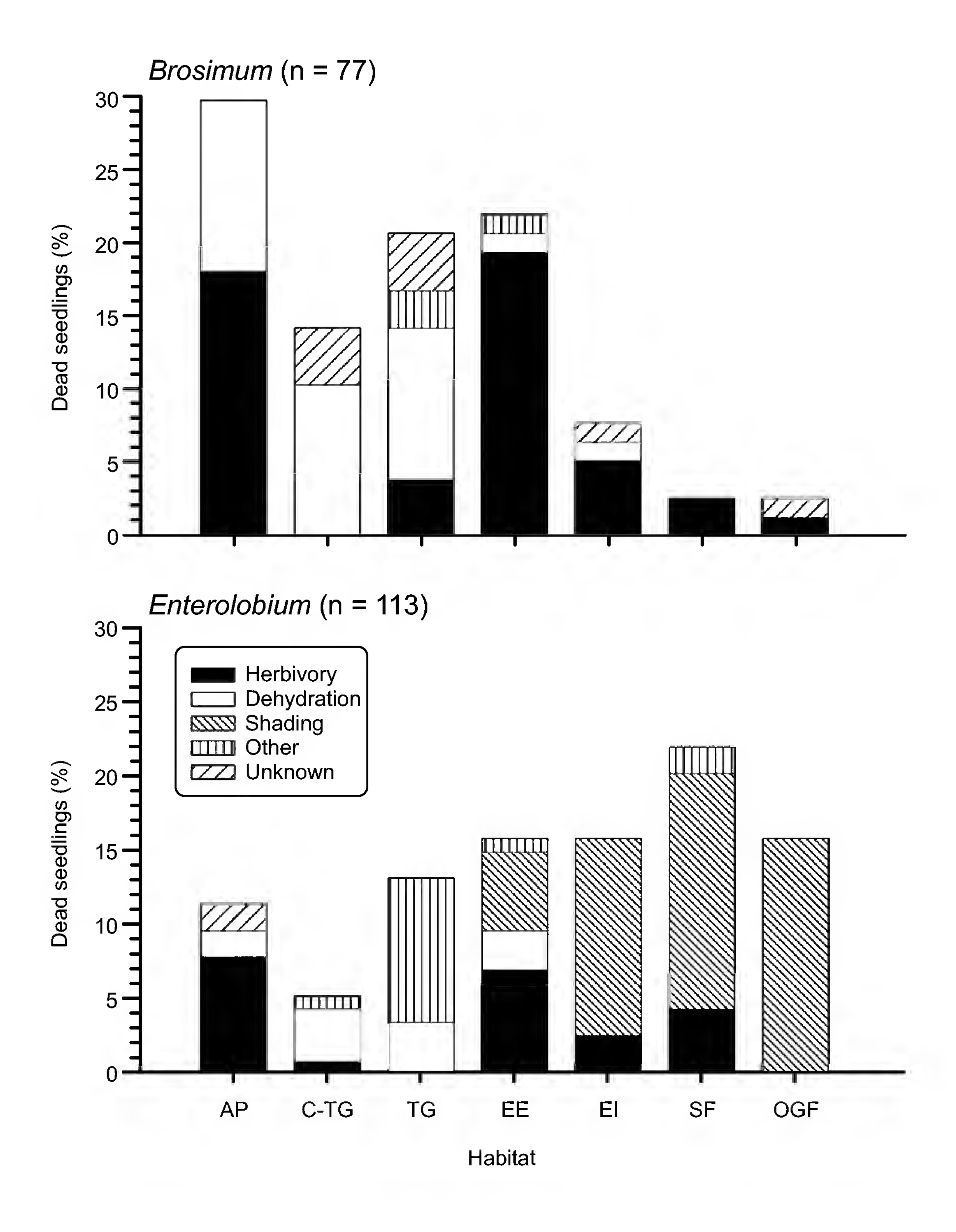


Fig. 4. Causes of seedling mortality (% of total) for *Brosimum* (upper panel) and *Enterolobium* (lower panel) in each habitat (legends as in Fig. 1), during the first year after emergence. See text for details on the description of each mortality cause.

were no live *Enterolobium* seedlings in TG, EE or OGF, and only a few had survived in EI and SF so these habitats could not be included in the statistical comparisons; however the two largest seedlings in each EI and SF were clearly smaller than those growing in AP and C-TG (Table 1). Four years later, in May 2010 there were too few seedlings still alive to make valid comparisons of seedling size between habitats. However, the four independent sub-blocks of AP with live 4-year-old *Enterolobium* seedlings had the highest average values of seedling size for the whole experiment. In C-TG the two largest seedlings of *Enterolobium* that survived to May 2010 had the widest stem diameter (>40 mm at 3 cm from the ground), were the tallest (>150 cm) and had the largest leaf area (>2 m^2 of canopy cover) recorded in this study.

DISCUSSION

Seedling emergence

In comparison to similar studies, we detected a relatively high success in seedling emergence for both *Enterolobium* and *Brosimum*. This is explained in part by our careful selection of viable seeds, which involved collecting only fruit or seeds recently fallen or dispersed from the mother plant, sowing only those with good appearance and size. Another contributing factor was that 2005, the year we sowed the seeds, was quite favorable for seed germination. That year precipitation (1623 mm) was 27% higher than the annual mean (1286 mm/yr), and the rain that fell from August to October (1034 mm in three months) was double the norm for that period (515.3 mm for Aug-Oct; based on the monthly means from 23 years of data). At the time we sowed the seeds (August 2005) the soil was saturated and two months later most of the seedlings (97%) had emerged.

Several studies report that the hard, woody *Enterolobium* seeds must be scarified in order to germinate (Janzen et al., 1985; Blain & Kellman, 1991; Salinas, 1992). However, in this study, we sowed *Enterolobium* seeds without scarifying them and emergence was high. This could also be related to the abundant precipitation of 2005 since it has been reported that the pod of this species can absorb a lot of water and transfer it to the seeds which become imbibed before the seed coat hardens (Hunter, 1989). On collecting the pods from the ground, we noted they were swollen with water as were the seeds within them and this may have made scarification unnecessary given that the seed coat was not hard enough to be impermeable.

The lack of seed removal or predation by granivores in our study is an unexpected result. Predation on tree seeds by granivores has been repeatedly men-

Table 1. Average size (stem diameter, height and leaf area) of *Brosimum* and *Enterolobium* seedlings in September 2006 (1-year-old seedlings) and in May 2010 (4½-year-old seedlings). Habitats shown are those for which there were enough live seedlings to measure. Values obtained from 5 or 6 independent seedlings (see text) are shown in bold face and were the only ones used in statistical comparisons (per column); underlined values were obtained from four independent seedlings and excluded from statistical comparisons. If fewer than four independent seedlings were alive per habitat, then the actual values of the two largest are shown in square brackets. Different letters indicate significant differences ($p < 0.05$), see text for ANOVA (*Brosimum*) and t-test (*Enterolobium*) details.

Size Variable	September 2006						May 2010					
	Stem diam. (mm)		Height (cm)		L.A. (cm^2)		Stem diam. (mm)		Height (cm)		L.A. (cm^2)	
Habitat	Avg.	± *s.d.*	Avg.	± *s.d.*	Avg.	± *s.d.*	Avg.	± *s.d.*	Avg.	± *s.d.*	Avg.	± *s.d.*
Brosimum alicastrum												
Tall Grass (TG)	**3.0**	± *0.3*^{ab}	**31.2**	± *5.5*	**91.3**	± *30.0*^{b}	-		-		-	
Edge Exterior (EE)	**2.9**	± *0.4*^{ab}	**27.8**	± *2.3*	**112.4**	± *32.3*^{ab}	**10.3**	± *1.9*^{a}	**103.2**	± *19.6*^{a}	**1669.5**	± *378.2*^{ab}
Edge Interior (EI)	**3.1**	± *0.4*^{a}	**31.7**	± *3.2*	**168.0**	± *51.5*^{a}	**8.2**	± *2.6*^{ab}	**80.8**	± *23.8*^{ab}	**1083.2**	± *655.9*^{ab}
Secondary Forest (SF)	**2.8**	± *0.1*^{ab}	**30.8**	± *2.8*	**141.2**	± *27.5*^{ab}	**8.8**	± *2.0*^{a}	**101.3**	± *34.6*^{a}	**1824.3**	± *1376.6*^{a}
Old Growth Forest (OGF)	**2.4**	± *0.3*^{b}	**28.7**	± *4.5*	**103.3**	± *38.6*^{ab}	**5.0**	± *1.6*^{b}	**56.5**	± *10.8*^{b}	**536.5**	± *153.9*^{b}
Enterolobium cyclocarpum												
Active Pasture (AP)	**8.4**	± *1.5*	**98.3**	± *23.2*	**866.5**	± *383.4*	18.8	± *5.9*	125.0	± *38.6*	3671.8	± *1156.2*
Clipped Tall Grass (C-TG)	**10.0**	± *2.4*	**91.5**	± *20.4*	**994.0**	± *963.7*	[57.0; 42.6]		[198; 158]		[2.25; 2.18 m^2]*	
Edge Interior (EI)	[2.9; 2.7]		[31; 35]		[55.3; 166.0]		-		-		-	
Secondary Forest (SF)	[2.2; 3.1]		[34; 31]		[138.3; 83.0]		-		-		-	

* Values are the area of canopy cover in m^2 of the two largest *Enterolobium* seedlings in C-TG (they were too large to count all their leaves).

tioned as one of the main barriers to forest regeneration in abandoned cropfields and pastures (Holl, 1999; Janzen, 2002; Peña-Claros & de Boo, 2002) and one of the main impediments to directly sowing large seeds during the early phases of secondary succession (Campana-Camargo et al., 2002; Doust et al., 2006; García-Orth & Martínez-Ramos, 2008). Previous studies within the semi-deciduous tropical forest of our study area have reported high rates of seed predation for different tree species, including *Brosimum* and *Enterolobium* by the red land crab *Gecarcinus lateralis* (Delfosse, 1990), which also preys on the recently emerged seedlings of both tree species (Salinas, 1992; Capistrán-Barradas et al., 2006; see also Lindquist & Carrol 2004 for an example in coastal tropical forest of Costa Rica). Our sowing blocks in the OGF habitat were situated in the same forest patch studied by Delfosse (1990) and later by Capistrán-Barradas and colaborators (2006), so we were expecting a high rate of seed predation by this land crab, at least in the OGF habitat. The granivorous rodents *Peromyscus mexicanus* and *Lyomis pictus pictus* are abundant at our study site, and the latter is particularly abundant in agricultural habitats dominated by grasses (Cervantes & Hortelano, 1991), however during our study none of the sowed seeds were removed by these rodents or any other animal. Our results indicate that seed predation is not always an impediment to direct seeding or forest recovery. Some authors have found that seed burial substantially reduces the rate of seed removal and predation by granivores (Doust et al., 2006; Cole et al., 2011), however, the reduction they report is not absolute, much less in the case of highly nutritional seeds such as those of *Brosimum* which are actively sought by rodents (Sánchez-Cordero & Martínez-Gallardo, 1998; García-Orth & Martínez-Ramos, 2008). Therefore, the lack of seed removal in our study, might be explained by a very low density of granivores during 2005, however we do not have field data on rodent or land crab abundance for our study period to test this possibility. Even if the lack of predation was particular to the year we did our study, it represents an important window of opportunity for the seedlings that have managed to overcome other barriers to establishment. However, seed predation is notoriously site specific and variable over time (Hulme & Benkman, 2002) and therefore this aspect of our results should be interpreted with caution.

Of the seven habitats, only in C-TG was *Brosimum* seedling emergence significantly lower than in the other habitats. In C-TG, it appears that frequently cutting the grass had a negative effect on *Brosimum*'s germination, however we cannot offer a conclusive explanation for this. One possibility is that cutting the grass down to 5 cm exposed the soil of these blocks to extreme desiccation at midday, even during the rainy season, and that this affected the *Brosimum* seeds, but not those

of *Enterolobium*. In agreement with Cole et al. (2011), we found that germination success was relatively uniform among different types of habitat. Other studies in degraded tropical sites have found differential success in seedling emergence among different habitats (Campana-Camargo et al., 2002; Bonilla-Moheno & Holl, 2010), however these studies did not control for granivory so it is not possible to know whether the differences resulted from variation in seed predation intensity or differing germination conditions.

Our results suggest that directly seeding large-seeded forest canopy trees could be highly successful during wet years and that burying the seeds, in the way we did (1 cm below ground), is a good strategy. Seed burial also enhances germination by promoting better contact between the seed and the humid soil (Doust et al., 2006; García-Orth & Martínez-Ramos, 2008). In areas with high rates of seed removal or intense predation by granivores, we strongly recommend protecting the seeds with exclosures similar to ours (see Methods), as they are relatively cheap to make and easy to install, and can be easily removed after seedling emergence and reused. In spite of the relatively high germination rates of both tree species in practically all of the habitats studied, there were differences in seedling survival and growth.

Seedling survival and growth

The habitats included in our study represent both a spatial and a temporal gradient with clear contrasts in vegetation structure and microclimatic conditions (Fig. 1), and the two tree species studied showed divergent trends in survival and growth across these habitats. Survival and growth for *Enterolobium* seedlings was much better in open habitats than under woody cover. Even the light shade of the EE sites notably reduced *Enterolobium* survival. For *Brosimum*, the reverse trend was found; its seedlings survived and grew better under a woody canopy than in the open. Several researchers have pointed out that the dichotomy of shade-tolerant vs. intolerant tree species, so important in gap-dynamics and the regeneration of humid tropical rainforest, is not as important in tropical dry forest which sheds most of its leaves during the dry season, thus allowing direct sunlight to reach the forest floor where tree seedlings are growing (see reviews by Quesada et al., 2009 and by Griscom & Ashton, 2011). Thus, our divergent results on the shade tolerance of *Enterolobium* and *Brosimum* seedlings may be specific to the selected species and the semi-deciduous forest of our study site. Some non-deciduous tree species attain relatively high densities in the forest canopy and sub-canopy of our study site (Moreno-Casasola, 2006), and keep understory light levels low throughout the year. This may limit the

extrapolation of our results to more strongly seasonal forests at drier sites. However, we agree with Griscom and Ashton (2011) and would like to point out that more site specific experimental studies like ours are needed in different regions of the dry tropics to fully document and understand the seedling ecology and regeneration requirements of native tree species in these regions. We would also like to emphasize that tree seedlings in seasonal tropical forest emerge at the start of the rainy season (Quesada et al., 2009), and soon afterwards the forest canopy reaches maximum foliage density. Therefore during the first months of their lives tree seedlings have to cope with low levels of solar radiation even in totally deciduous tropical dry forest.

Our results for *Enterolobium*'s survival coincide with those of Blain and Kellman (1991) in the same study area, and show that the seedlings of this tree do not tolerate the shade of other woody plants and need direct sunlight to survive. In contrast, on the Yucatan peninsula -where tropical dry forests are more seasonal and deciduous- Bonilla-Moheno and Holl (2010) found that *Enterolobium* survival was higher in young secondary forest (8-15 years old) and older forest (>50 years) than in more open recently abandoned (<5 years) *milpa* fields. In our study the optimal habitats for *Enterolobium* seedlings were AP and C-TG where, in addition to full light conditions there was relatively little interference by the grass foliage (the growth of which was repeatedly interrupted by grazing cattle in AP and experimentally by us in C-TG). This was true during the first year of growth, however, four years later *Enterolobium* survival decreased considerably in both habitats. The turf in C-TG was clipped until September 2006, after which the grass quickly recovered, surpassing 1 m in height during the rainy season of 2007, and outcompeting most of our seedlings by 2010. The benefits of clipping the turf during the first year did not last long. Our results suggest that at least another year of clipping would be necessary to enable the *Enterolobium* seedlings to grow above the tall grass foliage and sustain a high survival rate. Nevertheless in the grassy habitat of C-TG (with clipped turf during the first year of growth and no livestock), the few *Enterolobium* seedlings that reached four years of age were the largest and most robust of the whole experiment, and at four years their crowns had already completely shaded the surrounding grasses. Of all the seeds of both species that we sowed, these seedlings had the highest probability of being recruited as adults. In AP mortality increased after September 2006, in part because the cattle kept browsing on the live seedlings during 2007, but also because the owner of the pasture cut our seedlings with a machete that same year, reducing them to naked stumps 15 to 20 cm in height, before this pasture was abandoned in 2008.

Brosimum survival was higher in habitats with the densest woody shade (EI, SF and OGF), while the largest seedlings after four years of growth were found in EE and

SF. The best habitat for *Brosimum* was the interior of the secondary forest (SF) where its survival and growth were highest, coinciding with results of Bonilla-Moheno and Holl (2011) for *Brosimum* seedlings in secondary forests of the Yucatan peninsula. In spite of the relatively high survival in the undisturbed forest (OGF) four-year-old seedlings in this habitat were notoriously smaller than those growing in secondary forest habitats (EE and SF). The foliage of the EI canopy was very dense, particularly between 3 and 5 m above ground, and produced dense shade. In SF, the foliage was also very dense but between 5 and 10 m above ground. This canopy allowed oblique rays of light to reach the ground and these favored the growth of *Brosimum*. The plants that survived four years in EE where arboreal shade was very light, were as large as the seedlings in SF, and in these two habitats *Brosimum* grew the most.

Herbivory considerably reduced seedling survival for both species in almost all of the habitats, but more notably so in AP and EE. *Brosimum* was more affected because its seedlings have a much lower resprouting capacity after being attacked by herbivores than do those of *Enterolobium*, all of which needed repeated attacks before they failed to resprout, and died. Some *Enterolobium* seedlings even resprouted after being cut by machete in 2007 in the AP habitat and grew to a height of over 1 m by 2010. Protection from herbivory during the first years of seedling growth would drastically increase survival, therefore the use of fences, exclosures or other devices that deter herbivores is highly recommended in forest restoration efforts (Holl & Quiros-Nietzen, 1999; Griscom et al., 2005; Ortega-Pieck et al., 2011). Our results also show that *Enterolobium* seedlings were more drought resistant than those of *Brosimum*. During the dry season of 2006 several *Brosimum* seedlings were not able to survive in the habitats with the shortest and thinnest vegetation cover (AP and C-TG), where the loss of soil humidity at midday was highest (pers. obs. JL).

The tall, dense foliage of the African grass *Panicum maximum* had a peculiar effect on seedling survival for both species in TG. During the dry season of 2006 (February to May) it had a positive effect on *Brosimum* but no effect on *Enterolobium,* as revealed by comparative data from the clipped treatment in C-TG (Fig. 3). The foliage of this grass reduces the solar radiation that arrives at the soil, and ameliorates the harsh and extreme conditions (wide fluctuations in temperature and humidity) that prevail at totally open sites (see also Ortega-Pieck et al., 2011). Some studies report that herbaceous plant cover in open sites can have a favorable effect on the survival of woody plants' seedlings by improving an adverse microclimate (Aide & Cavelier, 1994; Hooper et al., 2002). This seems to have happened at our study site in TG until May 2006, which is when the dry season ends. However, the positive effect of the exotic grass was only temporary given that once the rains

and the growing season began, the survival of both *Brosimum* and *Enterolobium* seedlings decreased notably in TG, due to the quick and massive growth of the exotic grass that outcompeted most of our seedlings. Any potential benefit during the dry season would be reversed during the rainy season if the growth of the grasses is not checked, particularly if the woody seedlings have not yet grown taller than the grass foliage. The African grass species which are commonly cultivated in man-made pastures in the Neotropics have very fast growth rates and accumulate foliage biomass very quickly once domestic herbivores are removed, thus hampering the establishment of woody seedlings in abandoned pastures (Hooper et al., 2002; Janzen, 2002; Ortega-Pieck et al., 2011; see also review in Griscom & Ashton, 2011).

Enrichment of secondary forest by direct seeding: implications for forest recovery

In agreement with other studies done in different tropical regions our results show that direct seeding is a reliable mechanism for accelerating and directing secondary succession into desired outcomes, markedly increasing the potential of attaining floristic composition and relative abundances similar to those of old growth forest more quickly (García-Orth & Martínez-Ramos, 2008; Bonilla-Moheno & Holl, 2010; Cole et al., 2011). In comparison with transplanting seedlings produced in nurseries, direct seeding is a much cheaper practice for accelerating forest recovery (Cole et al., 2011) and can be repeated by the local inhabitants as often as neccesary until there is a good wet year. Our results also show that different habitat types influence the success of direct seeding depending on the ecology of seedling establishment of the tree species involved.

As mentioned earlier, the preferred tree species for the enrichment of secondary forest are usually large-seeded trees that reach the canopy of old growth forest. The two species chosen in our study have contrasting requirements for the successful establishment of their seedlings and could thus be regarded as models for other tree species. *Enterolobium cyclocarpum* represents mid to late secondary species which can gain a place in the secondary canopy and occupy it for several decades or even centuries. The seedlings of these tree species usually thrive in full light conditions and are absent from the shaded understory of undisturbed forest. Their seeds could be sown in the agricultural plots or degraded sites to be restored, during or soon after abandonment, when the plot is covered by herbaceous plants and woody cover is minimal or absent. In abandoned pastures, the biomass of fast growing grasses needs to be reduced around the seedlings until they can grow taller than the grasses. If a closed woody canopy has already formed, but enrichment with late secondary tree species similar to *Enterolobium* is the goal, then a canopy gap must

be opened in the secondary forest when the seeds are sown. This gap should be large enough to allow direct light to reach the ground and it must be kept open for several years without affecting the established seedlings, by carefully removing or girdling the shading trees (see Ramos & del Amo, 1992).

Large canopy tree species that are ecologically similar to *Brosimum alicastrum*, have shade tolerant seedlings and saplings which usually form seedling banks in the forest understory. These could be seeded as soon as a woody cover has formed in the abandoned pasture or cropfield to be restored. If the secondary canopy becomes too dense, seedling survival may be high but growth could slow down or stop. In this case, selective thinning of the secondary canopy may be required to accelerate seedling and sapling growth, the idea being to eliminate abundant secondary species until a thin canopy shade is left over the desired tree seedlings.

Local farmers use and manage secondary forests in many ways, and obtain many plant and animal products along with other environmental services from them (Challenger, 1998; Chazdon, 2003). Firewood is extracted from secondary forest throughout the tropics, and this practice could be easily adjusted or re-directed toward the selective thinning of the secondary canopy mentioned earlier. Patches of secondary forest that are poor in tree species and dominated by a few fast growing species, could be targeted for firewood extraction performed in such a way as to leave a thin secondary canopy under which the seeds of tree species with shade tolerant seedlings (such as *Brosimum*) could be directly seeded, with recurrent and selective thinning done until the desired slow-growing tree species are well on their way to becoming adults. Firewood can also be extracted in ways that create and maintain relatively large canopy gaps in secondary forests in order to sow the seeds of tree species whose seedlings and saplings need direct sunlight, such as those of *Enterolobium*. Future manipulations of the secondary canopy at our study site will allow us to make more specific recommendations and fine tune the degree to which the secondary canopy can be thinned without compromising the survival and growth of the preferred tree species.

ACKNOWLEDGEMENTS

Many thanks to the La Mancha Ecoguides (David Díaz, Enrique Romero, Omar Romero, Alejandro Sandria, Agueda Díaz, Hector Barradas) and to Graciela Sánchez-Rios for help in the field. We are grateful to CICOLMA's dedicated personnel: Enrique López-Barradas, Anastacio García and Fernando Aguilar, for logistic support. We are grateful to Bianca Delfosse for translating parts of

the manuscript into English, style revision, and for helpful comments. Thanks to Kerenha Hernández for drawing the vegetation profile of Figure 1. This study was generously supported by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT project: DDAJI-100/029/06) and by the Instituto de Ecología A.C. (project: INECOL 902-11-281).

LITERATURE CITED

Aide, T. M. & J. Cavelier. 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. Restor. Ecol. 2: 219-229.

Blain, D. & M. Kellman. 1991. The effect of water supply on tree seed germination and seedling survival in a tropical seasonal forest in Veracruz, Mexico. J. Trop. Ecol. 7: 69-83.

Bonilla-Moheno, M. & K. D. Holl. 2010. Direct seeding to restore tropical mature-forest species in areas of slash-and-burn agriculture. Restor. Ecol. 18: 438-445.

Campana-Camargo, J. L., I. D. Kossman & A. M. Imakawa. 2002. Rehabilitation of degraded areas of central Amazonia using direct sowing of forest tree seeds. Restor. Ecol. 10: 636-644.

Capistrán-Barradas, A., P. Moreno-Casasola & O. Defeo. 2006. Post-dispersal fruit and seed removal by the crab *Gecarcinus lateralis* in a coastal forest in Veracruz, Mexico. Biotropica 38: 203-209.

Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Agrupación Sierra Madre S.C. México, D.F., Mexico. 847 pp.

Chazdon, R. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 6: 51-71.

Cervantes, F. A. & Y. Hortelano. 1991. Mamíferos pequeños de la estación biológica El Morro de La Mancha. Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. Mex., Ser. Zool. 62: 129-136.

Cole, R. J., K. D. Holl, C. L. Keene & R. A. Zahawi. 2011. Direct seeding of late-successional trees to restore tropical montane forest. For. Ecol. Manage. 261: 1590-1597.

Delfosse, B. 1990. The effect of the red land crab, *Gecarcinus lateralis*, on the litter layer, nutrient availability and seedling recruitment in a semi-deciduous seasonal tropical forest. MSc Dissertation. York University. Toronto, Canada. 176 pp.

Doust, S. J., P. D. Erskine & D. Lamb. 2006. Direct seeding to restore rainforest species: microsite effects on the early establishment and growth of rainforest tree seedlings on degraded land in the wet tropics of Australia. For. Ecol. Manage. 234: 333-343.

Florentine, S. K. & M. E. Westbrooke. 2004. Restoration on abandoned tropical pasturelands– do we know enough? J. Nat. Conserv. 12: 85-94.

García-Orth, X. & M. Martínez-Ramos. 2008. Seed dynamics of early and late successional tree species in tropical abandoned pastures: seed burial as a way of evading predation. Restor. Ecol. 16: 435-443.

Griscom, H. P. & P. M. S. Ashton. 2011. Restoration of dry tropical forest in Central America: A review of pattern and process. For. Ecol. Manage. 261: 1564-1579.

Griscom, H. P., P. M. S. Ashton & G. P. Berlyn. 2005. Seedling survival and growth of native tree species in pastures: Implications for dry tropical forest rehabilitation in Central Panama. For. Ecol. Manage. 218: 305-318.

Guevara, S., J. Laborde & G. Sánchez-Ríos. 2005. Los árboles que la selva dejó atrás. Interciencia 30: 595-601.

Holl, K. D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pastures: seed rain, seed germination, microclimate and soil. Biotropica 31: 229-249.

Holl, K. D. & E. Quiros-Nietzen. 1999. The effect of rabbit herbivory on reforestation of abandoned pasture in southern Costa Rica. Biol. Conserv. 87: 391-395.

Hooper, E., R. Condit & P. Legendre. 2002. Responses of 20 native tree species to reforestation strategies for abandoned farmland in Panama. Ecol. Appl. 12: 1626-1641.

Hulme, P. E. & C. W. Benkman. 2002. Granivory. In: Herrera, C. M. & O. Pellmyr (eds.). Plant-animal interactions: An evolutionary approach. Blackwell. Oxford, UK. pp. 132-154.

Hunter, J. R. 1989. Seed dispersal and germination of *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb. (Leguminosae: Mimosoideae): are megafauna necessary? J. Biogeogr. 16: 369-378.

Janzen, D. H. 2002. Tropical dry forest: Área de Conservación Guanacaste, northwestern Costa Rica. In: Perrow, M. R. & A. J. Davy (eds.). Handbook of ecological restoration, volume 2. Cambridge University Press. Cambridge, UK. pp. 559-583.

Janzen, D. H., M. W. Demment & J. B. Robertson. 1985. How fast and why do germinating Guanacaste seeds (*Enterolobium cyclocarpum*) die inside cows and horses? Biotropica 17: 322-325.

Kellman, M. 1974. The viable weed seed content of some tropical agricultural soils. J. Appl. Ecol. 11: 669-677.

Kellman, M. & N. Roulet. 1990. Nutrient flux and retention in a tropical sand-dune succession. J. Ecol. 78: 664-676.

Laurance, W. F., H. E. M. Nascimento, S. G. Laurance, A. C. Andrade, P. M. Fearnside, J. E. L. Ribeiro & R. L. Capretz. 2006. Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. Ecology 87: 469-482.

Lindquist, E. S. & C. R. Carrol. 2004. Differential seed and seedling predation by crabs: Impacts on tropical forest composition. Oecologia 141: 661-671.

Moreno-Casasola, P. (ed.). 2006. Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Mexico. 574 pp.

Muscarella, R. & T. H. Fleming. 2007. The role of frugivorous bats in tropical forest succession. Biol. Rev. 82: 573-590.

Ortega-Pieck, A., F. López-Barrera, N. Ramírez-Marcial & J. G. García-Franco. 2011. Early seedling establishment of two tropical montane cloud forest tree species: The role of native and exotic grasses. For. Ecol. Manage. 261: 1336-1343.

Pennington, T. D. & J. Sarukhán. 1998. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. 2a ed. Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica. México, D.F., Mexico. 521 pp.

Peña-Claros, M. & H. de Boo. 2002. The effect of forest successional stage on seed removal of tropical rain forest tree species. J. Trop. Ecol. 18: 261-274.

Peters, C. M. 1991. Plant demography and the management of tropical forest resources: a case study of *Brosimum alicastrum* in Mexico. In: Gómez-Pompa, A., T. C. Whitmore & M. Hadley (eds.). Rainforest regeneration and management. United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization. Paris, France. pp. 265-272.

Quesada, M., G. A. Sanchez-Azofeifa, M. Alvarez-Añorve, K. E. Stoner, L. Ávila-Cabadilla, J. Calvo-Alvarado, A. Castillo, M. M. Espírito-Santo, M. Fagundes, G. W. Fernandes, J. Gamon, M. Lopezaraiza, D. Lawrence, L. P. Cerdeira, J. S. Powers, F. S. Neves, V. Rosas-Guerrero, R. Sayago & G. Sanchez-Montoya. 2009. Succession and management of tropical dry forest in the Americas: review and new perspectives. For. Ecol. Manage. 258: 1014-1024.

Ramos, J. M. & S. del Amo. 1992. Enrichment planting in a tropical secondary forest in Veracruz, Mexico. For. Ecol. Manage. 54: 289-304.

Salinas, P. M. G. 1992. Crecimiento de especies arbóreas de dunas costeras bajo diferentes condiciones de suelo y cobertura. BSc Dissertation. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., Mexico. 137 pp.

Sánchez-Cordero, V. & R. Martínez-Gallardo. 1998. Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. J. Trop. Ecol. 14: 139-151.

Terborgh, J. 1999. Requiem for Nature. Island Press. Washington, DC., USA. 256 pp.

Toledo, V. M. 1989. Bio-economic costs of transforming tropical forest to pastures in Latinoamérica. In: Hecht, S. (ed.). Cattle ranching and tropical deforestation in Latinoamerica. Westview Press. Boulder, USA. pp. 67-93.

Williams-Linera, G., C. Alvarez-Aquino, E. Hernández-Ascención & M. Toledo. 2011. Early successional sites and the recovery of vegetation structure and tree species of the tropical dry forest in Veracruz, Mexico. New Forests 42: 131-148.

Recibido en marzo de 2012.

Aceptado en mayo de 2012.

Acta Botanica Mexicana 100: 135-148 (2012)

LAS MONOCOTILEDÓNEAS ACUÁTICAS Y SUBACUÁTICAS DE MÉXICO

Antonio Lot

Departamento de Botánica, Instituto de Biología,
Universidad Nacional Autónoma de México
04510 México, D.F.
loth@ibiologia.unam.mx

RESUMEN

Se presenta la revisión de la información sobre la riqueza y distribución de las monocotiledóneas acuáticas y subacuáticas (herbáceas) de México, con el fin de contribuir al mejor conocimiento de la flora de los humedales distribuidos en el territorio nacional. Se registraron 381 especies (392 taxa) pertenecientes a 104 géneros y 28 familias, referentes a las categorías de acuáticas estrictas y subacuáticas. Adicionalmente se documentaron 114 hidrófitas tolerantes o facultativas del hábitat palustre y lacustre. La mitad de las familias corresponden a taxa que la mayoría de los botánicos ubicarían como terrestres, pero con una representación significativa en el conjunto de plantas acuáticas mexicanas (71% de géneros y 75% de especies). El elemento endémico representa 14% del total de las monocotiledóneas. Su existencia en una gran variedad de hábitats y la representación en numerosos tipos de vegetación y comunidades, las colocan entre los elementos ecológicos y geográficos más diversos en el continente americano. En lo referente a las afinidades geográficas, encontramos que el componente meridional (46%) supera por casi el doble al boreal (25%), mientras que el elemento mexicano (13.9%) es equivalente a la suma del cosmopolita y de las especies introducidas.

Palabras clave: distribución geográfica, hidrófitas, monocotiledóneas mexicanas, riqueza florística.

ABSTRACT

A review of the information on the richness and distribution of the Mexican aquatic and wetland (herbaceous) monocots, is presented, for the purpose of contributing to a

better understanding of the flora distributed in the wetlands of the national territory. Three hundred eighty one species (392 taxa) belonging to 104 genera and 28 families, considered as strict aquatics or wetland plants, were registered; as well as 114 tolerant or facultative hydrophytes of lacustrine and pond habitats. Half of the 28 families correspond to taxa considered by most botanists as terrestrial, but they represent a large component of the Mexican aquatic flora (71% of the genera and 75% of the species). The endemics make up 14% of the monocots. Their presence throughout a great diversity of habitats and its representation in several vegetation types and communities, make them one on the most diverse ecological and geographical components in the American continent. About 46% of the species belong to meridional elements, while 25% correspond to boreal one; while the Mexican element (13.9%) is equivalent to the sum of the cosmopolitan and introduced species.

Key words: floristic richness, geographical distribution, hydrophytes, Mexican monocots.

INTRODUCCIÓN

Las llamadas universalmente "plantas acuáticas", también conocidas como macrófitas acuáticas o hidrófitas, corresponden a un conjunto de organismos vegetales que incluyen, en un sentido amplio, a las carofitas (Charophyta), musgos y hepáticas (Bryophyta), helechos y grupos afines (Pteridophyta), monocotiledóneas y dicotiledóneas (Magnoliophyta); sin embargo, los estudios florísticos de grandes regiones y países, se enfocan frecuentemente a las fanerógamas o a las plantas vasculares. El presente ensayo tiene como finalidad presentar un análisis preliminar de la riqueza de las monocotiledóneas acuáticas y subacuáticas (herbáceas) en la flora de México.

Cook (1996) al catalogar a las plantas acuáticas del mundo, registra 396 géneros de angiospermas de un total de 78 familias; de éstas, 44 son dicotiledóneas y 34 monocotiledóneas; la obra de Cook no incluye a la familia de las orquídeas, al considerar que ninguna de sus especies es una verdadera planta acuática. Los diferentes criterios aplicados en las floras de humedales de Norteamérica, en cuanto a la inclusión o no de especies subacuáticas, nos aleja de la posibilidad de analizar objetivamente la riqueza de las hidrófitas de manera comparativa entre regiones y países. Así tenemos que para la mayor parte de los Estados Unidos, en cuanto a las monocotiledóneas, se enumeran 152 géneros y 673 especies para el suroeste

(Correll y Correll, 1972) y 175 géneros y 693 especies para el sureste (Godfrey y Wooten, 1979), en comparación con toda la región noreste de Norteamérica (Canadá y Estados Unidos) de mayor superficie y presencia de extensos humedales con un registro de 98 géneros y 618 especies (Crow y Hellquist, 2000). Es por ello, que algunos autores consideran conveniente analizar exclusivamente a las familias estrictamente acuáticas, como es el caso del estudio de Crow (1993), al comparar la diversidad de taxa entre el noreste de Norteamérica con México, que corresponden a una superficie equivalente; su análisis encuentra una relación de 45 géneros y 111 especies de México y de 37 y 126 para la parte de Norteamérica. Desafortunadamente la información sobre plantas acuáticas de Centro y Sudamérica es aún más incompleta, lo que no permite un análisis comparativo documentado (Crow, 1993).

El listado de Espejo y López-Ferrari (1993-2000) sobre las monocotiledóneas mexicanas, es un referente importante y punto de partida en el entendimiento de la participación de este conjunto de plantas, principalmente herbáceas, en la diversidad de la flora nacional. En dicha síntesis se enumeran cerca de 4,600 especies de 59 familias.

En la literatura existen algunas citas que ilustran particularmente el significado florístico de las monocotiledóneas acuáticas, como el de Ramírez García-Armora (1991) sobre los humedales del estado de Chiapas, encontrando 51% de géneros y 37% de especies con respecto a México. Otro caso contrastante por la ubicación geográfica y la gran diversidad de humedales temporales y permanentes es la península yucatanense (Campeche, Quintana Roo y Yucatán), para la que se registra dentro de las monocotiledóneas 60% de géneros y 48% de especies de hidrófitas estrictas (Gutiérrez, 2006). Las ciénagas de la cuenca alta del río Lerma en el estado de México son parte de las regiones hidrológicas prioritarias, con alta diversidad biológica y, como otros humedales, están amenazadas; su riqueza florística está representada por cerca de 100 hidrófitas de 65 géneros (Zepeda-Gómez et al., 2012). El estado de Tamaulipas es una de las entidades mejor conocidas en cuanto a la diversidad de la flora de los humedales; Mora-Olivo y Villaseñor (2007) registraron 426 especies pertenecientes a 213 géneros y 85 familias de plantas vasculares acuáticas y subacuáticas asociadas a humedales, que incluyen a los helechos y grupos aliados, angiospermas herbáceas y leñosas y una especie arbórea de gimnosperma. Considerando exclusivamente a las monocotiledóneas de familias acuáticas estrictas, México con respecto al mundo está representado por 42.3% de géneros y 16% de especies, al compartir 15 de las 19 familias con distribución mundial (Lot et al., 1998). Como antecedente directo al presente ensayo, se cuenta con una publicación

sobre las afinidades florísticas de las monocotiledóneas acuáticas mesoamericanas (Lot y Novelo, 1992).

Algunos conceptos y consideraciones de las plantas acuáticas y de los humedales

Es importante precisar algunos de los conceptos que se emplean en el presente trabajo, que conforman la terminología acostumbrada en la generalidad de las publicaciones sobre aspectos florísticos y de la ecología de la vegetación de los humedales mexicanos. Los números de la riqueza florística, la representación taxonómica y la diversidad de los ambientes acuáticos, sin una definición acorde al contexto del trabajo publicado, causan confusión al lector, en particular al poco especializado en el tema, y principalmente por las múltiples interpretaciones de los términos y por la irremediable subjetividad en las clasificaciones.

El término "humedal" empieza a ser utilizado con mayor frecuencia en el medio académico hace cuatro décadas; su definición a un plano mundial continúa en el debate público a la fecha y, la aplicación del vocablo en diversas regiones del planeta, se limita a las grandes extensiones pantanosas, conocidas popularmente como lodazales y ciénagas. Por otro lado, es un concepto que intenta congregar la opinión oficial de la mayoría de los países en las estrategias de manejo de los recursos hídricos y en general de los ambientes acuáticos continentales y marinos costeros. Este punto favorece diversas interpretaciones del alcance del término hidrófita y en consecuencia, la metodología y la información, en muchos casos, no son comparables. En tal sentido es fundamental precisar qué se entiende por vegetación de humedales, que es mucho más amplia y compleja que las formaciones y comunidades de plantas acuáticas y subacuáticas. En el presente ensayo, la flora y vegetación de un humedal, incluye a formas de vida como las plantas epífitas, lianas, trepadoras, parásitas y, algunos arbustos y árboles que no corresponden a la vegetación acuática y subacuática estricta, pero que acompañan a las hidrófitas en diversas asociaciones y hábitats que quedan "atrapados" en muchos humedales, como por ejemplo los "petenes" de la Península de Yucatán.

En relación con el tema anterior, es importante revisar el concepto de hidrófita; afortunadamente cada día más estudiosos de los humedales han adoptado un sistema de clasificación, según Lot et al. (1993, 1998) basado en tres categorías: a) acuáticas estrictas, b) subacuáticas y c) tolerantes. Se fundamenta en el grado de dependencia de la planta al medio acuoso y en consecuencia está íntimamente relacionado al valor adaptativo de la especie a su hábitat. En este mismo sentido, otros autores como Tiner (1991) las agrupan en especies obligatorias y facultativas, dependiendo de la adaptación a la sumersión total o parcial (en tiempo y espacio) de

la planta o de alguna de sus estructuras vegetativas o florales. Un concepto similar es ilustrado por Arber (1920) en la obra clásica Water plants: a study of aquatic angiosperms al señalar como "verdaderas plantas acuáticas" a diversos taxa del Orden Helobiae (Liliopsidae) representados por los géneros y especies que llevan a cabo el ciclo de vida completamente sumergidas.

RIQUEZA FLORÍSTICA

De acuerdo con los datos obtenidos, las monocotiledóneas acuáticas y subacuáticas documentadas para el territorio nacional suman un total de 392 taxa (381 especies y 11 taxa infraespecíficos), pertenecientes a 104 géneros y 28 familias (Cuadro 1); en una primera aproximación que contenga al conjunto de plantas consideradas tolerantes (114 especies), arrojaría un gran total de 500 monocotiledóneas acuáticas herbáceas (en las tres categorías). En este análisis quedaría pendiente documentar a las monocotiledóneas leñosas, representadas por las palmas y los bambúes de zonas inundables.

La mitad de las familias de monocotiledóneas registradas en este trabajo corresponden a taxa mayormente terrestres, pero con una representación significativa en el conjunto de plantas acuáticas mexicanas (71% de géneros y 75% de especies) al contribuir con 74 géneros y 287 especies de hábito acuático. Otro aspecto importante es el carácter endémico claramente superior entre los elementos de siete familias no acuáticas estrictas, con un valor de 94.3% (50 especies), con respecto a 0.5% (tres especies) de las familias con todos sus integrantes acuáticos. En el Cuadro 2 se agrupan las 12 familias con mayor riqueza para México entre las monocotiledóneas con representantes acuáticos; las ciperáceas y las gramíneas concentran a la gran mayoría de géneros (18 y 26 respectivamente) con 42%, y de especies (125 y 75) con 52.4% del total (Diego-Pérez y González-Elizondo, en prensa); los elementos de ciperáceas y gramíneas de distribución restringida, representan 58.4%, del total de endemismos registrados en las monocotiledóneas acuáticas de México.

ENDEMISMO

La participación con más de la mitad de endemismos en las Cyperaceae y Poaceae es notable, pero se deben considerar a otras familias, incluso más importantes cuantitativamente por la relación del número de géneros y especies y su can-

Cuadro 1. Riqueza de la flora acuática herbácea monocotiledónea de México.

Familia	Géneros	Especies	Especies endémicas	Categorías infraespecíficas
Alismataceae	2	18	3	2
Amaryllidaceae	2	5	1	
Araceae	2	2	-	
Bromeliaceae	1	1	-	
Cannaceae	1	1	-	
Commelinaceae	5	7	2	
Cymodoceaceae	2	3	-	
Cyperaceae	18	125	21	5
Eriocaulaceae	4	16	6	
Hydrocharitaceae	6	7	-	1
Iridaceae	3	15	6	
Juncaceae	1	18	1	1
Juncaginaceae	2	2	-	
Lemnaceae	4	15	-	
Limnocharitaceae	2	9	-	
Marantaceae	1	1	-	
Mayacaceae	1	1	-	
Najadaceae	1	3	-	1
Orchidaceae	9	15	3	
Poaceae	26	75	10	
Pontederiaceae	3	15	-	
Potamogetonaceae	2	10	-	
Ruppiaceae	1	2	-	
Sparganiaceae	1	2	-	
Typhaceae	1	2	-	
Xyridaceae	1	7	-	1
Zannichelliaceae	1	1	-	
Zosteraceae	1	3	-	
Total	104	381	53	11

tidad de elementos mexicanos de distribución restringida. En el Cuadro 3 se puede apreciar, en parte, la desproporción del total de especies de las dos primeras familias con respecto al resto, pero si revisamos a las Eriocaulaceae e Iridaceae (Espejo y

Cuadro 2. Familias (12) con el mayor número de especies de monocotiledóneas acuáticas en México.

Familias	Géneros (%)	Especies (%)
Cyperaceae	18 (17.3)	125 (32.8)
Poaceae	26 (25)	75 (19.7)
Alismataceae*	2 (0.2)	18 (4.7)
Eriocaulaceae	4 (0.4)	16 (4.2)
Lemnaceae*	4 (0.4)	15 (3.9)
Iridaceae	3 (0.3)	15 (3.9)
Pontederiaceae*	3 (0.3)	15 (3.9)
Orchidaceae	9 (8.0)	15 (3.9)
Potamogetonaceae*	2 (0.2)	10 (2.6)
Juncaceae	1 (0.1)	18 (4.7)
Hydrocharitaceae*	6 (0.6)	7 (1.8)
Commelinaceae	5 (0.5)	7 (1.8)

* Familias acuáticas estrictas.

López-Ferrari, en prensa), el porcentaje relativo de endemismos, considerando el número de especies por familia, es más alto; de las 10 especies de *Eriocaulon*, tres (*E. capitulatum*, *E. jaliscanum* y *E. pringlei*) son de distribución restringida, y cuatro (*E. bilobatum*, *E. schiedeanum*, *E. schippii* y *E. seemannii*) extienden su distribución a Centroamérica, por lo que siguiendo a Rzedowski (1998) se sumarían a la demarcación "Megaméxico II"; en el género *Sisyrinchium* con una decena de especies, cuatro (*S. cholewae*, *S. parvum*, *S. planicola* y *S. schaffneri*) son endémicas a México, y dos (*S. convolutum* y *S. scabrum*) extienden su distribución a Centroamérica ("Megaméxico II"). Estos dos géneros son de hábitat palustre y la mayoría de las especies son subacuáticas, algunas de las cuales alcanzan los 3,000 m de altitud en pastizales y llanos anegados (Espejo y López-Ferrari, en prensa).

DISTRIBUCIÓN Y AFINIDADES GEOGRÁFICAS

Las monocotiledóneas presentan probablemente el espectro más amplio de distribución entre todos los elementos de la flora acuática mexicana. Su existencia en una gran variedad de hábitats y representación en numerosos tipos de vegetación

Cuadro 3. Familias con elementos endémicos.

Familias	Número de especies	Porcentaje
Cyperaceae	21	5.5%
Poaceae	10	2.6%
Eriocaulaceae	6	1.5%
Iridaceae	6	1.5%
Alismataceae	3	0.7%
Orchidaceae	3	0.7%
Commelinaceae	2	0.5%
Juncaceae	1	0.2%
Amaryllidaceae	1	0.2%
Total	53	13.9%

y comunidades, las colocan entre los componentes ecológicos y geográficos más diversos en el continente americano. Las angiospermas marinas ilustran, por un lado, la evolución de formas de vida adaptadas a vivir en el fondo del océano a profundidades mayores de 30 m, y por otro, existen monocotiledóneas acuáticas que crecen en condiciones extremas en páramos de altura por arriba de los 4,000 m s.n.m. En este sentido, solamente algunos grupos de criptógamas, como las algas, podrían competir con las monocotiledóneas acuáticas, en la colonización de ambientes de tan amplio intervalo altimétrico.

Al revisar de manera preliminar la distribución de los elementos de la flora en cuanto a su repartición geográfica (Cuadro 4), encontramos que el componente

Cuadro 4. Elementos geográficos de las monocotiledóneas acuáticas y subacuáticas de México. Porcentaje calculado con respecto al número total de especies.

Elementos geográficos	Número de especies	Porcentaje
Meridional	176	46.1%
Boreal	98	25.7%
Endémico a México	53	13.9%
Cosmopolita (incluye Introducidas)	54	14.2%

meridional (46%) supera por casi el doble al boreal (25%) en cuanto al número de especies, mientras que el elemento mexicano (13.9%) es equivalente a la suma del cosmopolita y de las especies introducidas. Estas cifras confirman por un lado la predominancia meridional de la flora de México (Rzedowski, 1998) y por otro, precisan la generalización de que las plantas acuáticas son mayormente cosmopolitas.

FORMAS DE VIDA, COMUNIDADES Y HÁBITAT

El grueso de las monocotiledóneas acuáticas de México (325 especies) pertenecen a la categoría de hidrófita enraizada emergente (Fig. 1). Esta forma de vida es característica de la mayoría de las plantas acuáticas (estrictas, subacuáticas y tolerantes) e indicativa de la forma biológica predominante en los paisajes lacustres y palustres del país. El carácter de hierba emergente arraigada en sustratos sumergidos o anegados nos recuerda a las llamadas "plantas anfibias" y en consecuencia nos asocia con las terrestres que cohabitan en los límites de las zonas inundables. La desproporción tan alta de las hidrófitas enraizadas emergentes (85.3%) con el resto

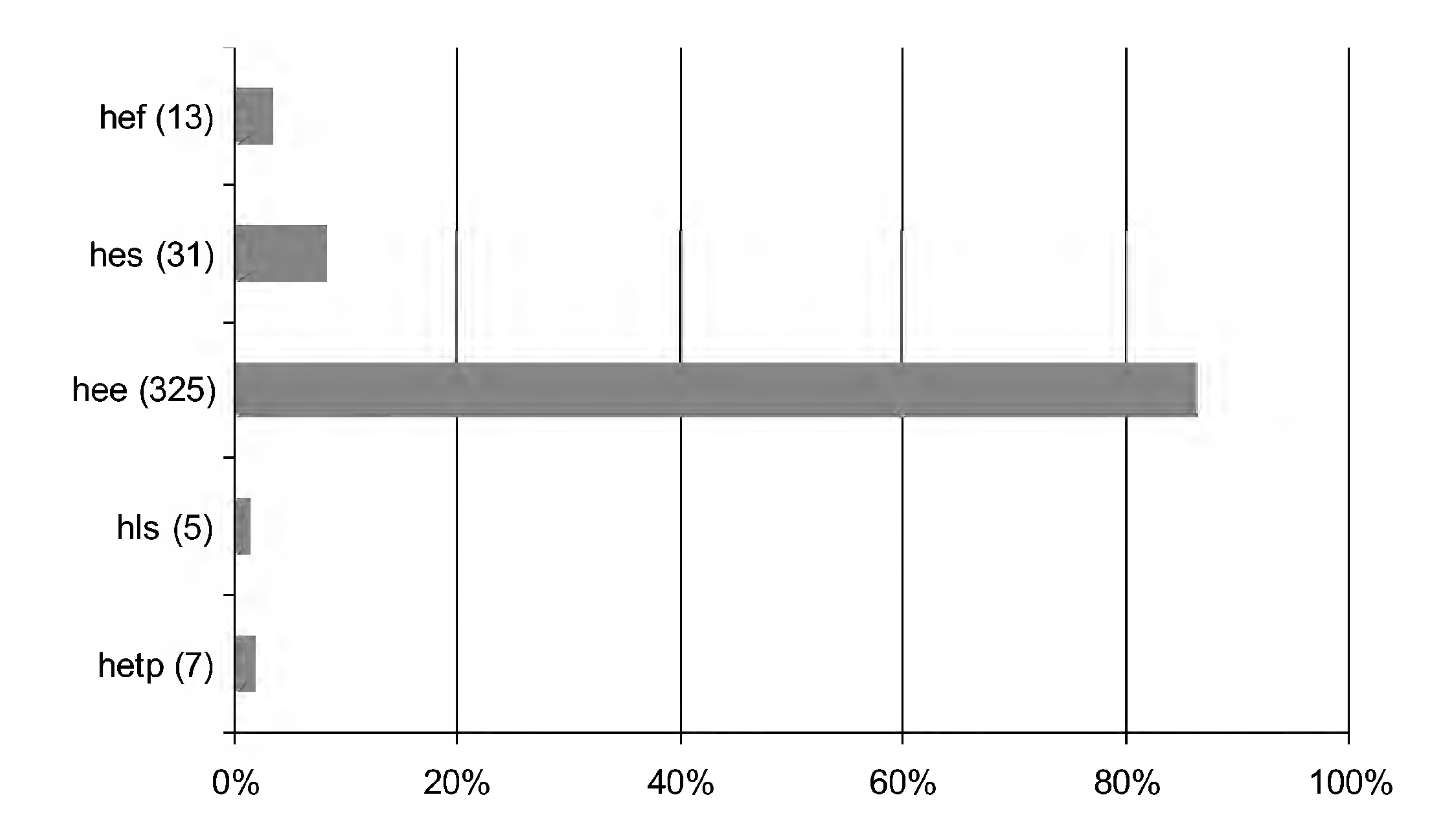


Fig. 1. Riqueza de las monocotiledóneas acuáticas y subacuáticas mexicanas por su forma de vida. hee= hidrófita enraizada emergente, hes=hidrófita enraizada sumergida, hef=hidrófita enraizada de hojas flotantes, hetp=hidrófita enraizada de tallos postrad, hls= hidrófita libre sumergida.Los números en los paréntesis corresponden a las especies.

de las formas de vida, entre las cuales destacaría en segundo término las hidrófitas enraizadas sumergidas (8.1%), refleja también la clara predominancia de plantas subacuáticas sobre las acuáticas estrictas.

En el Cuadro 5 se ilustran las principales comunidades y ambientes acuáticos y la participación proporcional de las monocotiledóneas en cada tipo, con la intención de dar una idea del conjunto de la flora acuática analizada con respecto a las grandes formaciones vegetales de México. Rzedowski (1998) estima que la vegetación acuática y subacuática de México representa 3% con respecto al total de la flora, calculando en 1,000 el número de especies. Como se puede apreciar, las plantas acuáticas y subacuáticas herbáceas no sólo forman extensas comunidades y constituyen formaciones reconocidas en los tipos de vegetación de México (tulares y popales), sino que también se distribuyen en asociaciones que ocupan microhábitats en claros o pequeñas áreas discontinuas, en el interior de otros tipos de vegetación de regiones húmedas, pero también en regiones semiáridas. Estos elementos de la flora se encuentran pobremente representados en las colecciones herborizadas institucionales y con frecuencia pasan desapercibidos por los botánicos en las exploraciones de campo. Ejemplos poco conocidos en la literatura y

Cuadro 5. Distribución altitudinal y presencia de monocotiledóneas acuáticas en tipos de vegetación y comunidades bióticas.

Tipo*	Intervalo altitudinal (m)	Número de especies	Porcentaje con respecto al total**
Tular/popal/ciénaga	0-2800	79	20.7%
Bajo arrecifal	(-)0.5(-)30	6	1.5%
Intermareal rocoso	0(-)6	3	0.7%
Manglar/marisma	0-1	20	5.2%
Sabana	0-900	18	4.7%
Matorral xerófilo	0-2000	17	4.4%
Bosque de coníferas	2000-3000	31	8.1%
Bosque tropical caducifolio/subcaduc.	0-1500	16	4.1%
Pastizal alpino	2900-4000	37	9.7%

* Algunas asociaciones ocupan microhábitats dentro de los tipos de vegetación terrestre incluidos.

** No se discriminan las especies exclusivas; el total corresponde a las 381 especies de monocotiledóneas.

rara vez enlistados en las floras regionales son los elementos que se encuentran en los pastizales alpinos y ciénagas dentro del bosque de coníferas, con un intervalo altitudinal de 2,000 a 4,000 m: *Carex boliviensis* subsp. *occidentalis*, *C. cochranei*, *C. durangensis, C. hermannii* y *C. rzedowskii* (ciperáceas/todas endémicas mexicanas) (Diego-Pérez y González-Elizondo, en prensa); *Eriocaulon microcephalum* (Eriocaulaceae); *Sisyrinchium convolutum*, *S. scabrum* y *S. tinctorium* (Iridaceae) (Espejo y López-Ferrari, en prensa); *Platanthera limosa*, *Schieedela durangensis* y *Spiranthes graminea* (Orchidaceae) (Sosa y García, en prensa); *Agrostis calderoniae*, *Muhlenbergia orophila* y *M. vaginata* (Poaceae) (Herrera y Peterson, en prensa). En terrenos encharcados del matorral xerófilo pueden presentarse varias especies del género *Juncus* (Juncaceae), como *J. acuminatus*, *J. liebmannii J. microcephalus* y *J. tenuis* (Galván y Martínez, en prensa). En la sabana y zonas inundadas del bosque tropical: *Eleocharis minima* (hidrófita sumergida) y *E. minutissima* (Cyperaceae) (Diego-Pérez y González-Elizondo, en prensa); *Paepalanthus lamarckii* (Eriocaulaceae) (Espejo y López-Ferrari, en prensa); *Xyris navicularis* y *X. smalliana* (Xyridaceae) (Calderón de Rzedowski, en prensa).

DISCUSIÓN

El conjunto de monocotiledóneas acuáticas estrictas en el nivel de orden y de familia, es superior al de las dicotiledóneas (35% de las primeras contra 12% de las segundas); a nivel de género y especie, la participación aumenta a 66.6% y 73.2%, contra 33.3% y 26.7%. Sin embargo, al separar en el análisis al grupo de las plantas subacuáticas y a las formas leñosas, la situación se revierte, y aunque de momento no se puede documentar con la misma precisión que en las acuáticas estrictas, los cálculos iniciales basados en la participación del número de familias (24.4% en monocotiledóneas/75.5% en dicotiledóneas) y de géneros (25% monocotiledóneas/74% dicotiledóneas), señala una tendencia aparentemente mayor en la riqueza florística de los ecosistemas acuáticos de México (datos fundados en la contribución de Lot et al., 1998).

La diversidad de las monocotiledóneas expresada en formas de vida, variedad de hábitat y microhábitat, formación de comunidades vegetales, endemismos y simetría en componentes provenientes del sur y del norte del continente, debe interpretarse como excepcional, y sin duda contribuye al significativo lugar que México tiene en el planeta en cuanto a la biodiversidad, particularmente en plantas vasculares de ambientes acuáticos. Esta primera mirada, basada en el conjunto de

monocotiledóneas herbáceas acuáticas y subacuáticas, nos habla, en lo relativo a su fitogeografía, de que el territorio nacional es un corredor continuo sin fronteras políticas, en ambos sentidos con respecto al hemisferio sur y al hemisferio norte. La planicie inundable del Golfo de México, desde Tamaulipas hasta la península de Yucatán, lo ilustra (Lot, 2004).

Con mayor claridad se puede señalar que conforme profundizamos en el estudio botánico de las plantas acuáticas, sustentado en mayor exploración de campo y mejores colecciones con valor taxonómico, estaremos aproximándonos a un conocimiento cercano a la realidad de la diversidad de la Flora de México, antes de que la vulnerabilidad de las poblaciones vegetales y la fragmentación o modificación de los humedales sean irreversibles.

AGRADECIMIENTOS

El presente ensayo no hubiera sido posible sin el conjunto de datos proporcionados por diversos especialistas, a través de la colaboración que tuvieron en la realización de la obra “Plantas acuáticas mexicanas: una contribución a la flora de México”, actualmente en revisión y próxima a publicarse. El autor de este trabajo (y editores de la obra, Rosalinda Medina Lemos y Fernando Chiang, todos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México), agradecemos a los siguientes botánicos especialistas de las familias que integran el libro: Eduardo Domínguez-Licona (Alismataceae), Abisaí García-Mendoza (Amaryllidaceae), Leonardo Alvarado-Cárdenas (Araceae y Cannaceae), Adolfo Espejo y Ana Rosa López-Ferrari (Bromeliaceae, Commelinaceae, Eriocaulaceae e Iridaceae), Pedro Ramírez García-Armora (Cymodoceaceae, Ruppiaceae y Zosteraceae), Nelly Diego-Pérez y Socorro González-Elizondo (Cyperaceae), Martha Olvera García (Hydrocharitaceae, Lemnaceae, Limnocharitaceae, Pontederiaceae y Zannichelliaceae), Raquel Galván Villanueva y Clara Martínez Domínguez (Juncaceae), Gabriel Sánchez Ken (Juncaginaceae), Arturo Mora Olivo y Jorge Luis Mora López (Najadaceae), Maite Lascurain (Marantaceae), Rosalinda Medina Lemos (Mayacaceae), Victoria Sosa y Javier García (Orchidaceae), Yolanda Herrera y Paul M. Peterson (Poaceae), Mahinda Martínez (Potamogetonaceae), Carmen Zepeda (Typhaceae) y Graciela Calderón de Rzedowski (Xyridaceae).

De manera especial agradezco a Rosalinda Medina Lemos por la revisión de este trabajo y por la consistente ayuda brindada en todo el proceso de organización de la información taxonómica. A Lorena Villanueva-Almanza por la traducción al inglés del resumen.

La presente contribución está dedicada a la memoria de Raymundo García Alcántara y Armando Butanda Cervera, personas que a lo largo de sus vidas, consagraron toda su capacidad y esfuerzo a la compilación de literatura botánica, preferentemente con relación a la historia, y a la asistencia como bibliotecario especializado (Raymundo) y Técnico en Biblioteconomía (Armando), del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

LITERATURA CITADA

Arber, A. 1920 (1972). Water plants, a study of aquatic angiosperms. J. Cramer. New York, USA. 436 pp.

Calderón de Rzedowski, G. en prensa. Xyridaceae. In: Lot, A., R. Medina-Lemos y F. Chiang (eds.). Plantas acuáticas mexicanas: una contribución a la Flora de México. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México.

Cook, C. D. K. 1996. Aquatic plants book. SPB Academic Publications. Amsterdam, The Netherlands. 228 pp.

Correll, D. S. y H. B. Correll 1972. Aquatic and wetland plants of Southwestern United States. Enviroment Protection Agency. Washington, D.C., USA. 1777 pp.

Crow, G. E. 1993. Species diversity in aquatic angiosperms: latitudinal patterns. Aq. Bot. 44: 229-258.

Crow, G. E. y C. B. Hellquist. 2000. Aquatic and wetland plants of Northeastern North America. Vol. 2. Angiosperms: monocotyledons. The University of Wisconsin Press. Wisconsin, USA. 400 pp.

Diego-Pérez, N. y S. González-Elizondo. en prensa. Cyperaceae. In: Lot, A., R. Medina-Lemos y F. Chiang (eds.). Plantas acuáticas mexicanas: una contribución a la Flora de México. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México.

Espejo, A. S. y A. R. López-Ferrari. 1993-2000. Las monocotiledóneas mexicanas, una sinopsis florística, 1. Lista de referencia. Partes I a XI. Consejo Nacional de la Flora de México, A.C., Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. 337 pp.

Espejo, A. S. y A. R. López-Ferrari. en prensa. Eriocaulaceae e Iridaceae. In: Lot, A., R. Medina-Lemos y F. Chiang (eds.). Plantas acuáticas mexicanas: una contribución a la Flora de México. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México.

Galván, R. V. y C. E. D. Martínez. en prensa. Juncaceae. In: Lot, A., R. Medina-Lemos y F. Chiang (eds.). Plantas acuáticas mexicanas: una contribución a la Flora de México. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México.

Godfrey, R. K. y J. W. Wooten. 1979. Aquatic and wetland plants of Southeastern United States: Monocotyledons. The University of Georgia Press. Athens, Georgia, USA. 712 pp.

Gutiérrez, B. C. 2006. Lista de plantas acuáticas vasculares de la Península de Yucatán, México. Polibotánica 21: 75-87.

Herrera, Y. y P. M. Peterson. en prensa. Poaceae. In: Lot, A., R. Medina-Lemos y F. Chiang (eds.). Plantas acuáticas mexicanas: una contribución a la Flora de México. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México.

Lot, A. 2004. Flora y vegetación de los humedales de agua dulce en la zona costera del Golfo de México. In: Caso, M., I. Pisanty y E. Ezcurra (comp.). Diagnóstico ambiental del Golfo de México. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Instituto de Ecología, A.C., Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies. México, D.F., México. pp. 521-553.

Lot, A. y A. Novelo. 1992. Afinidades florísticas de las monocotiledóneas acuáticas mesoamericanas. In: Darwin, S. P. y A. L. Welden (eds.). Biogeography of Mesoamerica. Tulane Stud. in Zool. and Bot. (Supplementary Publication) 1: 147-153.

Lot, A., A. Novelo y P. Ramírez. 1993. Diversity of Mexican aquatic vascular plant flora. In: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). Biological Diversity of Mexico: origins and distributions. Oxford University Press. New York, USA. pp. 577-594.

Lot, A., A. Novelo y P. Ramírez. 1998. Diversidad de la flora acuática mexicana. In: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (comp.). Diversidad biológica de México: orígenes y distribución. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. pp. 563-578.

Mora-Olivo, A. y J. L. Villaseñor. 2007. Diversidad y distribución de la flora vascular acuática de Tamaulipas, México. J. Bot. Res. Inst. Texas 1(1): 511-527.

Ramírez García-Armora, J. P. 1991. Flora vascular (monocotiledóneas) del Estado de Chiapas. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 113 pp.

Rzedowski, J. 1998. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. In: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (comp.). Diversidad biológica de México: orígenes y distribución. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. pp. 129-145.

Sosa, V. y J. García. en prensa. Orchidaceae. In: Lot, A., R. Medina-Lemos y F. Chiang (eds.). Plantas acuáticas mexicanas: una contribución a la Flora de México. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México.

Tiner, R. 1991. The concept of a hydrophyte for wetland identification. BioScience 41: 236-247.

Zepeda-Gómez, C., A. Lot-Helgueras, X. N. Antonio y D. Madrigal-Uribe. 2012. Florística y diversidad de las ciénegas del río Lerma, Estado de México, México. Acta Bot. Mex. 98: 23-49.

Recibido en marzo de 2012.

Aceptado en junio de 2012.

Acta Botanica Mexicana 100: 149-193 (2012)

FLORA AND VEGETATION OF THE SEASONALLY DRY TROPICS IN MEXICO: ORIGIN AND BIOGEOGRAPHICAL IMPLICATIONS

Eduardo A. Pérez-García[1,3], Jorge A. Meave[1] and Sergio R. S. Cevallos-Ferriz[2]

[1]Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Departamento de Ecología y Recursos Naturales, 04510 México, D.F., Mexico.
[2]Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Departamento de Paleontología, 04510 México, D.F., Mexico.
[3]Author for correspondence: eduardo.perez-garcia@ciencias.unam.mx

ABSTRACT

Among the many explanations for the large biological diversity of Mexico is that it is the result of the contact between the Nearctic and Neotropical biotas; however, this contact-related explanation is not fully satisfactory and needs further examination in the light of historical biogeography. We offer newer insights into this issue by examining the history of the flora and the vegetation heterogeneity of the seasonally dry tropics of this country. Several environmental criteria can be used to define the seasonally dry tropical regions, but setting their precise geographical boundaries is not always straightforward. This is largely due to the large vegetation heterogeneity of this region, within which the tropical dry forest (TDF) is prominent. The origin of the TDF flora can be traced back at least as far as 20 million years before present and seems to be associated with the Tertiary North American flora. Available evidence does not support a South American origin of the TDF flora. Similarly, the separation of the TDF and the hot North American desert floras into two different biogeographical realms is not warranted. The history of the seasonally dry tropical flora of Mexico strongly suggests that this biogeographical dichotomy should be replaced by the recognition of the existence of a Pan-American Realm.

Key words: Holarctic Realm, Neotropical Realm, phytogeography, tropical dry forest, vegetation heterogeneity.

RESUMEN

Entre las diversas ideas que se han propuesto para explicar la gran diversidad biológica de México está la que afirma que ésta es el resultado del contacto de las biotas neotropical

y neártica; sin embargo, esta explicación relacionada con el gran contacto biótico de las Américas no es completamente satisfactoria y necesita ser revisada a la luz de la biogeografía histórica. En este artículo ofrecemos nuevas perspectivas sobre este asunto por medio de una revisión de la historia de la flora y la heterogeneidad vegetacional del trópico estacionalmente seco de este país. Se han usado varios criterios ambientales para definir las regiones tropicales estacionalmente secas, pero ubicar con precisión sus límites geográficos no es siempre fácil. Esto se debe en gran medida a la gran heterogeneidad de la vegetación presente en esta región, entre la que predomina el bosque tropical caducifolio (BTC). El origen de la flora del BTC se remonta, por lo menos, unos 20 millones de años antes del presente y parece estar asociada con la flora del Terciario de Norteamérica. La evidencia disponible no apoya un origen sudamericano para el BTC. Asimismo, no hay razones que justifiquen de forma convincente la separación de la flora del BTC y la de los desiertos calientes de Norteamérica en dos reinos biogeográficos diferentes. La historia de la flora del trópico estacionalmente seco de México sugiere fuertemente que esta dicotomía biogeográfica debería ser reemplazada por el reconocimiento de la existencia de un Reino Panamericano.

Palabras clave: bosque tropical caducifolio, fitogeografía, heterogeneidad vegetacional, Reino Holártico, Reino Neotropical.

INTRODUCTION

Among the most widespread explanations for the high biological diversity of Mexico is the position of this country more or less halfway between the latitudinal extremes of North and South America; this position makes it easy to conceive the Mexican territory as the natural place for a major contact between the Nearctic and Neotropical biotas, which evolved separated from each other for a very long time. Unfortunately, the general acceptance of the role of this major biological contact is not based on sound analyses. From a floristic perspective, the Mexican vegetation of temperate and cold regions has been traditionally considered Nearctic (assuming a Laurasian origin), whereas the vegetation of the humid tropics is commonly treated as typically Neotropical (possibly of Gondwanan origin; Doyle & Luckow, 2003; Corlett & Primack, 2006; Fiaschi & Pirani, 2009). These biogeographical associations are unclear for the vegetation of other climatic regions in Mexico, in particular, the dry tropical forests. The general assumption is that Mexico's dry forests have a Neotropical origin that is similar to the origins of the humid forests of the Atlantic watershed. Likewise, the xerophytic scrub widespread in central and northern Mex-

ico has been frequently associated with the Nearctic Realm (Cox, 2001; Morrone, 2002). Nevertheless, the floras of these two major plant formations appear to be closely related and thus associating them to two different biogeographical realms is not warranted (Van Devender, 2000). In this paper we examine the history of the flora and the vegetation of the seasonally dry tropics of Mexico in order to gain newer insights on the real role of the contact of the North- and South-American biotas in driving the large plant diversity of its territory. Given the considerable differences in the available information for the various vegetation types occurring in this region, the analysis is undeniably biased towards the tropical dry forest, which is not only the best studied but also the most charismatic ecosystem within this climatic region. Such bias, however, does not imply that the floristic assemblages proper of other vegetation types occurring in this climatic region are less meaningful in searching for answers to this biogeographical question.

CIRCUMSCRIPTION OF THE SEASONALLY DRY TROPICS

The term 'seasonally dry tropics' (hereafter 'dry tropics') refers to low elevation intertropical regions (< 1,400 m a.s.l.) having a well-defined dry season (Gentry, 1995; Mooney et al., 1995). Dry tropics are found on all continents with tropical climates and they cover a larger area than the wet tropics (Mooney et al., 1995). Typically, the dry tropics are a frost-free region (Trejo-Vázquez, 1999). The length of the dry season in the dry tropics is highly variable, but it normally lasts for a period between four and six months. Similarly, the total amount of annual precipitation displays a large inter-annual variability, generally ranging from 500 to 1800 mm (Gentry, 1995), with some reported values as low as 300 mm (Trejo, 1996; 1998). Rainfall is strongly concentrated in summer months due to land over-heating relative to the surface temperature of the sea, which causes the reversal of wind flow patterns (García, 2004). In the Indian subcontinent this phenomenon is known as 'monsoon', a term that is increasingly applied to similar ecosystems worldwide (Bowman, 1996). Mean annual temperature ranges between 18 and 26 °C, but more frequently within the much narrower range of 22-24 °C (Trejo, 1996; 2005); sub-zero temperatures are unknown. In Mexico, the prevailing climates in the dry tropics are Aw, Am, Cwa, BSh, and BW (Miranda & Hernández-X., 1963; Rzedowski, 1978; Trejo, 1996; García, 2004).

Despite these apparently simple criteria, circumscription of the dry tropics is not always straightforward. This is due to the increasing duration and intensity of the dry season with increasing distance from the equator. In fact, some areas beyond

the intertropical region share environmental characteristics with the dry tropics; for example, vegetation typical of the dry tropics in Mexico extends north of the limit of the tropical regions, as far as 28° N in San Javier, Sonora (Martínez-Yrízar et al., 2000), and the same is true for dry regions with continental climates and high-elevation (1500-2000 m a.s.l.) areas (Arriaga & León, 1989; Rundel & Boonpragob, 1995; Trejo, 1996; Cerros-Tlatilpa & Espejo-Serna, 1998; Camacho-Rico et al., 2006).

Setting boundaries for the dry tropics in terms of the duration of the season in which plants bear foliage is also troublesome, as varying degrees of deciduousness are difficult to assess in the field (Scariot & Sevilha, 2005). Besides, the precise timing of leaf fall depends on the total amount and distribution of rain in a given year (Martínez & Galindo-Leal, 2002). Nonetheless, even for the most equatorial tropical systems it is generally possible to recognize humid (moist/rain) from dry (deciduous) forests. Therefore, attempting to establish a distinction between these two major ecosystems seems reasonable, while admitting that no single variable of the physical environment will ever allow to unequivocally set a natural, clear-cut limit between them.

Species richness in the dry tropics is generally lower than in tropical humid forests (Gentry, 1995). Species richness peaks near the equator and gradually decreases towards higher latitudes (Gentry, 1995; Gaston, 2000); however, in the dry tropical region of western Mexico, species richness is not only abnormally high, but it also comprises a large endemic component (Lott, 1985; 1993; Lott & Atkinson, 2002).

Some studies allegedly conducted in Mexico's dry tropics have included information for vegetation types that are not really typical of tropical climates, mostly because their boundaries coincided with political-administrative or physiographic units, but not with climatic units (e.g. a volcano [Cedano-Maldonado & Harker, 2000] or a river basin [Camacho-Rico et al., 2006]). The inclusion of non-tropical vegetation types (e.g. temperate pine and oak forests), and of plant communities typical of very particular habitats such as those of coastal areas (mangroves and other halophylous vegetation), hinders between-locality comparisons and the drawing of general conclusions for the flora and vegetation of the dry tropics. Nevertheless, the presence of several vegetation types coexisting in the same landscape is almost a widespread generalization in the dry tropics, as examined in the following section.

VEGETATION TYPES IN THE MEXICAN SEASONALLY DRY TROPICS

Perhaps the most striking feature about the dry tropics in Mexico is the large number and variety of vegetation types that they encompass, often under similar

climatic conditions (Table 1). Typical dry tropics vegetation may be dominated by trees (e.g. in the prominent tropical dry forest), or by shrubs or herbs, blurring the correlation between vegetation types and precipitation (Gillespie et al., 2000; Trejo & Dirzo, 2002). The environmental heterogeneity resulting from variations in lithology, relief, soil depth and texture, drainage and water availability, along with diverse disturbance regimes, are the main drivers of such large vegetation variability (Miranda & Hernández-X., 1963; Rzedowski, 1978; Gentry, 1995; Menaut et al., 1995; Trejo, 1996; Pérez-García et al., 2001; 2010).

Dry tropics vegetation may be markedly deciduous, such as the widespread tropical dry forest (TDF) (Miranda & Hernández-X., 1963; Rzedowski, 1978), or decidedly evergreen in the proximity to water sources (Rzedowski, 1978; Lebrija-Trejos, 2001; Camacho-Rico et al., 2006). Moreover, in the dry tropics the phenological behavior of many pachycaulous, sclerophyllous or succulent species does not match that of deciduous plants, particularly in the xerophytic vegetation associated with rocky environments (Toledo Rizzini, 1997; Pérez-García & Meave, 2004). A comparison of the main features of the major vegetation types of the seasonally dry tropics of Mexico is given in Table 2.

TDF is dominated by relatively short trees, most of which shed entirely their foliage in the dry season (Miranda & Hernández-X., 1963). In this community, herbaceous and thin woody climbers are common, but epiphytes and thick lianas are less abundant and diverse than in humid forests (Challenger, 1998; Pineda-García et al., 2007). Density of multi-stemmed trees tends to be higher than in humid forests (Dunphy et al., 2000), and a wider range of life forms and leaf phenological patterns occurs (Medina, 1995). Diversity is generally high and there is no clear dominance of any species, to the point that many of them are rare (Durán et al., 2006); nevertheless, some genera like *Bursera*, *Lonchocarpus*, *Lysiloma* and *Jatropha* are typically present in these systems. In Mexican TDF communities, emergent columnar cacti are common, conferring them a particular physiognomy (Rzedowski, 1978; Challenger, 1998; Pennington & Sarukhán, 1998). The presence of slow-growing and long-lived plants, such as succulent cacti, suggests that this vegetation is not normally subjected to fire disturbance. Despite these commonalities, TDF is highly variable in structure and composition across the country. This situation has led to the recognition of several community sub-types. In some cases the differences are important at the physiognomic level, but in others these are rather floristic in nature, or a combination of both (Trejo & Dirzo, 2002), even within small geographic areas (Pérez-García & Meave, 2004; Pérez-García et al., 2005; Durán et al., 2006).

Table 1. Comparison of floristic richness between different localities in tropical regions of Mexico. Vegetation type includes a partially standardized classification of the main vegetation types reported at each locality. Secondary vegetation was excluded from this list but plant species occurring in it were considered for floristic richness calculations. S = species richness; G = genus richness; F = family richness; AV = aquatic vegetation; CF = conifer forest (*Abies*, *Juniperus* and *Pinus*); GF = gallery forest (includes 'selva mediana ribereña'); Gr = grassland (includes arid, temperate or secondary grasslands); HV = halophytic vegetation and coastal dunes. Ma = mangrove; MCF = mountain cloud forest; METF = medium-statured evergreen tropical forest; MTF = medium-statured tropical forest (including semi-evergreen forest, sub-deciduous forests, and riparian forests); PG = palm groves; PF = *Pinus* forest; PQF = *Pinus-Quercus* forest; QF = *Quercus* forest; Sv = savanna (tropical grassland); ScS = sclerophyllous scrub ('chaparral'); SeTDF = semi-evergreen tropical dry forest ('tintales' and other flooded forests). SF = spiny forest; SLSTF = spiny low stature tropical forest; SS = spiny scrub; TEF = tropical evergreen forest; TDF = tropical dry forest; XS = xerophytic scrub. For each locality a standard acronym of the Mexican Federal State is given.

Locality	S	G	F	Area (km^2)	Altitude (m)	Vegetation type	Reference
Calakmul, Cam.	1550	726	147*	23,398	~ 200-380	METF, Sv, TEF, TDF, SeTDF, MTF, AV	Martínez et al. (2001)
Papalotepec, Gro.	268	203	75	31	700-1350	TDF	Peralta (1995)
Venta Vieja, Gro.	307	222	77*	38	700-1100	TDF	Gual (1995)
Central Veracruz	666	394	104	18.23	400-900	TDF	Castillo-Campos et al. (2007)
Cerro Chiletépetl, Gro.	300	201	72	24.8	540-1260	QF, GF, XS, PG, Sv?, TDF, MTF	Vargas & Pérez (1996)
Chamela-Cuixmala, Jal.	1149	572	125	350	0-500	GF, Ma, SS, TDF, AV, HV	Lott & Atkinson (2002)
Costa Grande, Gro.	1047	527	135	2500	0-300	GF, Ma, XS, TDF, SeTDF, MTF, AV, HV	Peralta-Gómez et al. (2000)
Cozumel, Q. Roo	542	---	105*	490	~ 0-10	Ma, TDF, SeTDF, AV	Téllez Valdés & Cabrera Cano (1987)
Culiacán, Sin.	1445	623	145	4758.9	0-860	PQF, SF, GF, QF, TDF, MTF	Vega-Aviña et al. (2000)
Upper Tehuantepec River basin, Oax.	448	272	89	≈ 650	700-2100	TDF, PQF, QF, XS, GF	Acosta et al. (2003)

Table 1. Continuation.

Locality	S	G	F	Area (km^2)	Altitude (m)	Vegetation type	Reference
Balsas River basin, Gro., Jal., Méx., Mich., Mor., Oax., Pue., Tlax.	4442	1246	202	112,320	0-3100	CF, MCF, QF, TDF, MTF, SS, XS, AV	Fernández et al. (1998)
Central Depression, Chis.	998	489	103	9000	200-1500	TDF, SS	Reyes-García & Sousa (1997)
Gómez Farías, Tam.[1]	286	---	83*§	400	100-900	GF, TDF, MTF, METF, AV	Valiente-Banuet et al. (1995)
Huatulco, Oax.	736	391	91*	63.7	0-200	GF, HV, Ma, MTF, TDF, Sv, SLSTF	Salas-Morales et al. (2007)
Huimanguillo, Tab.	786	---	---	---	---	QF, Sv, TEF	Puig (1972)
Lobos Island, Sin.	57	52	27*	0.10	0-141	QF, SS, Gr	Vega-Aviña et al. (2001)
Pájaros Island, Sin.	56	50	27*	0.48	0-142	QF, Ma, Gr, HV	Vega-Aviña et al. (2001)
La Vainilla, Gro.	428	309	98	3.4	250-570	GF, TDF, MTF	Gallardo (1996)
Coyuca Lagoon, Gro.	488	--	101	100	0-<100	GF, Ma, TDF, SeTDF, AV	Fonseca & Lozada-Pérez (1993)
Mitla Lagoon, Gro.	523	323	99*	225	0-<100	GF, Ma, SS, Sv, TDF, AV	Lozada-Pérez (1994)
Tres Palos Lagoon, Gro.	527	329	107	167	0-<100	GF, TDF, SeTDF, AV	Diego-Pérez & Lozada-Pérez (1994)
Playa Blanca, El Potosí and Salinas del Cuajo lagoons, Gro.	382	270	101	219.2	0-180	GF, Ma, XS, TDF, MTF, AV, HV	Diego-Pérez (2000)
Upper Mixteca region, Oax., Pue.	1550	490	132*	8086	1700->3000	CF, PQF, GF, MCF, QF, SS, XS, PG, Gr, TDF	García-Mendoza et al. (1994)
Nachititla, State of Méx.	288	208	89	13.2	600-1400	GF, TDF	Zepeda & Velázquez (1999)
Nizanda, Oax.	746	458	117*	85	90-500	GF, SS, XS, Sav, TDF, MTF, AV	Pérez-García et al. (2001)

Table 1. Continuation.

Locality	S	G	F	Area (km^2)	Altitude (m)	Vegetation type	Reference
Nizanda, Oax.	922	554	124	90	90-750	GF, XS, Sv, TDF, MSTF, AV	Pérez-García et al. (2010)
Rincón de la Vía, Gro.	498	327	108	78	700-1800	CF, PQF, QF, Sv, MTF, AV	Verduzco & Rodríguez (1995)
Cuchujaqui River, Son.	736	429	736	46	220-400	GF, QF, SS, TDF, AV	Van Devender et al. (2000)
San Juan, Nay.	1200	506	134*	400	~0-2200	CF, PQF, QF, MCF, Gr, TDF, MTF	Téllez Valdés et al. (1995)
Sian Ka'an, Q. Roo.	850	470	112	5280	0-<50	Sv, TDF, SeTDF, AV	Durán & Olmsted (1987)
Huautla Range, Mor.	629	219	83	593	700-2400	TDF, PF, QF, MTF	Maldonado (1997)
Manantlán Range, Jal.	2774	981	181	1400		CF, GF, Gr, MCF, MTF, PQF, PF, QF, TDF, SF, Sv	Vázquez et al. (1995)
Tehuantepec District, Oax.	1720	776	154	6600	0-1800	CF, QF, GF, MCF, SS, XS, Sv, TDF, AV	Torres-Colín et al. (1997)
Tehuacán-Cuicatlán Valley, Pue.	2703	922	189	10,000	~ 600-2950	CF, PQF, GF, ScS, XS, Gr, TDF	Dávila Aranda et al. (1993)
Tenabo, Camp.	467	322	94*	882	0-100	Ma, TDF, SeTDF, MTF	Zamora-Crescencio (2003)
Tlayacapan, Mor.	368			8500		PF, TDF	Cerros-Tlatilpa & Espejo-Serna (1998)
Ceboruco Volcano, Nay.	369	207	71	4	?-2164	QF, PF, Gr, TDF	Cedano & Harker (2000)
Zimatán, Oax.	1384	668	144*	713	0-2580	PQF, QF, Sv, MTF, TDF, SLSTF	Salas-Morales et al. (2003)

[1] Includes angiosperms only.
* Family richness considering all legumes (i.e. Caesalpiniaceae, Fabaceae and Mimosaceae) as a single family.
§ Some families of monocots are included in Liliaceae.

Table 2. Main vegetation types occurring in the Mexican seasonally dry tropics, with some equivalent names, mostly in Spanish, and a synthesis of their main features.

Vegetation type	Equivalent names	Main features	References
Tropical dry forest	Selva baja caducifolia, bosque tropical caducifolio, and caatinga, cerradão, miombo (in part)	Dominated by trees, generally < 15 m tall; few emergents; flat crowns. Mostly deciduous; herbaceous and woody climbers common; few epiphytes. Multi-stemmed trees common. Canopy cover usually > 350%; unclear stratification. Columnar cacti frequent in the canopy; many trees with exfoliating and bright-colored bark. Characteristic species: *Bursera* spp., *Jatropha* spp. *Jacaratia mexicana* A.DC., *Lysiloma divaricatum* (Jacq.) J.F.Macbr., *Plumeria rubra* L., *Pachycereus pecten-aboriginum* (A.Berger) Britton et Rose	Miranda & Hernández-X. (1963), Rzedowski (1978), Trejo (1996, 1998, 2005), Pérez-García et al. (2001), Gallardo-Cruz et al. (2005), Durán et al. (2006), Pineda-García et al. (2007)
Sub-tropical scrub	Matorral subtropical	Dominated by small trees, generally < 7 m tall; few emergents, flat crowns. Mostly deciduous, trees sometime spiny. Intermediate position between tropical dry forest (TDF) and pine and pine-oak forest or xerophytic scrub. Characteristic genera: *Ipomoea*, *Bursera*, *Eysenhardtia*, *Acacia*, *Forestiera*, *Erythrina*, *Tecoma*.	Rzedowski & Calderón (1987)
Thorn woodland	Selva baja espinosa, mezquital	Spiny, low stature tropical forest. It varies from *Prosopis*-dominated communities to scrub vegetation, which is transitional to semi-arid zones. In these forests, small-leaved, hard-wooded, and deciduous legumes are widespread, particularly *Parkinsonia florida* (Benth. ex A. Gray) S. Watson, *Lysiloma divaricatum* (Jacq.) J.F.Macbr., and *Prosopis glandulosa* Torr.	Miranda & Hernández-X. (1963), Rzedowski (1978), Sánchez-Mejía et al. (2007), Búrquez & Martínez-Yrízar (2010)
Xerophitic scrub	Matorral xerófilo, matorral crasi-rosulifolio con crasicaules áfilos, saxicolous vegetation	Open vegetation growing on rocky localities within the SDT region, usually on limestone outcrops or basaltic rocks. Succulents, cacti, and rupicolous and epiphytic plants are common. Representative genera: *Agave*, *Cyrtopodium*, *Hechtia*, *Mammillaria*, *Pseudosmodingeum*, *Tillandsia*	Perez-García et al. (2001, 2007), Pérez-García & Meave (2004).

Table 2. Continuation.

Vegetation type	Equivalent names	Main features	References
Medium-statured tropical dry forest	Selva mediana caducifolia	Canopy 15-30 m tall, more than 75% of individuals are deciduous. Epiphytes less diverse and scarcer than in humid forests. Representative genera: *Bursera*, *Cochlospermun*, *Cordia*, *Jacaratia*, *Lonchocarpus*, *Pachycereus*, *Piptadenia*	Salas-Morales (2002), Salas-Morales et al. (2003), Salas-Morales & Casariego-Madorell (2010)
Medium-statured tropical moist forest	Selva mediana subperennifolia, selva mediana subcaducifolia, bosque ribereño, gallery forest (in part), semi-evergreen seasonal forest	Canopy 15-30 m tall, > 50% of trees are perennial. Epiphytes less diverse and scarcer than in humid forests. Characteristic species: *Brosimum alicastrum* Sw., *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb., *Ficus insipida* Willd., *Hymenaea courbaril* L., *Inga vera* Willd., *Tabebuia heterophylla* (DC.) Britton., *Andira inermis* (W. Wright) Kunth ex DC., *Cynometra oaxacana* Brandegee, *Licania arborea* Seem.	Rzedowski (1978), Lebrija-Tejos (2001), Camacho-Rico et al. (2006)
Gallery forest	Bosque de galería	Canopy 10-25 m tall. Usually evergreen and dominated by few species, such as *Astianthus viminalis* (Kunth) Baill., *Salix humboldtiana* Willd. and *Licania arborea* Seem.	Lebrija-Tejos (2001), Pérez-García et al. (2001)
Savanna	Sabana, vegetación sabanoide, cerrado (sensu stricto), tropical grassland	Dominated by graminoids (Poaceae and Cyperaceae). Driven by climatic and/or edaphic factors; related to recurrent fires. May completely lack trees or harbor some sparse individuals and shrubs. Two major variants: very dry savannas mostly on hilltops with shallow soils, and flooded savannas in flat areas. Characteristic species: *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth, *Crescentia alata* Kunth, *C. cujete* L., *Curatella americana* L., in some cases with *Pinus* and *Quercus* spp.	Miranda (1998), Puig (1972), Rzedowski (1975, 1978), Meave & Kellman (1994), Kellman (1984), Pennington et al. (2000), López-Olmedo et al. (2006, 2007)

Table 2. Continuation.

Vegetation type	Equivalent names	Main features	References
Palm grove	Palmares	Dominated by Arecaceae, almost always mono-specific in the upper stratum. Usually on sandy soils with shallow water tables, with *Orbignya guacuyule* (Liebm. ex Mart.) Hern.-Xol., *Sabal guatemalensis* Becc., *S. mauritiiformis* (H.Karst.) Griseb. et H.Wendl., and *S. mexicana* Mart. Additionally, *Brahea dulcis* (Kunth) Mart and *B. nitida* André stands are mainly found on drier areas, at 600-2,250 m a.s.l.	Miranda & Hernández-X. (1963), Eiten (1972, 1997), Toledo Rizzini (1997), Torres-Colín (2004), Hágsater et al. (2005)
Tropical oak grove	Encinares tropicales Sabanas con encinos	Physiognomic dominance of *Quercus oleoides* Schltdl. *et* Cham. In tropical moist sites with distinctive edaphic conditions, usually along ravines in savanna landscapes. Mid-elevation *Quercus* stands often forming ecoclines with TDF in mountain ranges.	Pennington & Sarukhán (1998), Hágsater et al. (2005)
Tropical pine grove	Pinares tropicales, Sabanas con pinos	Very open and discontinuous tree stratum to rather closed canopy, mostly of *Pinus oocarpa* Schiede ex Schltdl. Understory dominated by graminoid herbs, with some Asteraceae, Polygalaceae, Scrophulariaceae, and terrestrial orchids (*Bletia*). Sometimes forming ecoclines with TDF on mountains ranges or in lowland areas in the Isthmus of Tehuantepec.	Kellman (1984), Kellman et al. (1994), Hágsater et al. (2005), Correa-Metrio et al. (2012)

Undoubtedly, TDF is the most widely studied vegetation type in Mexico's dry tropics. Available studies encompass a wide array of approaches, ranging from basic floristic and structural analyses (Trejo, 1996; 1998; 2005; Trejo & Dirzo, 2002; Gallardo-Cruz et al., 2005; Pineda-García et al., 2007; see Table 1) to the examination of species spatial patterns (Pérez-García & Meave, 2004; Durán et al., 2006; Padilla-Velarde et al., 2006; Gallardo-Cruz et al., 2009; 2010). Other commonly examined topics are biogeographical relationships (Cué-Bär et al. 2006; Lott & Atkinson, 2006), degree of biological differentiation (Balvanera, 1999; Balvanera et al., 2002; Pérez-García & Meave, 2006), functioning (Martínez-Yrízar et al., 2000; Maass et al., 2005), successional patterns (Burgos & Maass, 2004; Romero-Duque et al., 2007; Lebrija-Trejos et al., 2008; 2010; 2011; Gallardo-Cruz et al., 2012), seed banks (Rico-Gray & García Franco, 1992; Miller, 1999; Maza-Villalobos et al., 2011), or the evolutionary history of its flora (Becerra, 2005).

For several dry tropical regions in Mexico, particularly in mountainous areas, the existence of a sub-tropical scrub has been reported. However, there are doubts whether this is a natural or an anthropogenic community (Rzedowski & Calderón, 1987). In other areas of the country's dry tropics there also are communities dominated by spiny, short trees; they are usually classified as 'spiny low stature tropical forest' or thorn woodland (in part), although they actually form a heterogeneous group as they may be either evergreen or deciduous (Miranda & Hernández-X., 1963). This vegetation type ranges from *Prosopis*-dominated communities (mezquital) to scrub vegetation which is transitional to semi-arid zones (Miranda & Hernández-X., 1963; Challenger, 1998; Sánchez-Mejía et al., 2007). In these forests, small-leaved, hard-wooded, and deciduous leguminous species are widespread, particularly of the genus *Parkinsonia*, *Lysiloma*, and *Prosopis*. Other common genera are *Acacia*, *Amphipterygium*, *Bursera*, *Chloroleucon*, *Croton*, *Jatropha*, and *Tabebuia* (Miranda & Hernández-X., 1963; Sánchez-Mejía et al., 2007). In the Isthmus of Tehuantepec (Oaxaca), a low spiny tropical forest exists with a very characteristic floristic composition (Torres-Colín et al., 1997), although structural data supporting its segregation from the TDF are lacking.

The shrub-dominated vegetation in the dry tropics may be classified as spiny or semi-spiny scrub or thorn woodland -in part- (Rzedowski, 1978; Pennington & Sarukhán, 1998; Pérez-García et al., 2001). However, it is often difficult to distinguish the different low deciduous forests given the gradual variation between these two vegetation types (Trejo, 1996; Pennington & Sarukhán, 1998). This difficulty is particularly strong when attempting to differentiate low spiny deciduous forests from the scrub vegetation in marginal areas (Sánchez-Mejía et al., 2007; Búrquez &

Martínez-Yrízar, 2010). A further type of open vegetation with short-stature plants of the dry tropics is the xerophytic scrub. This community type usually covers small areas, as they are constrained to rocky substrates, e.g. limestone outcrops (Pérez-García & Meave, 2004) or lava fields (Castillo-Campos et al., 2007).

Moist forest or medium-stature tropical forests (canopy height between 15 and 30 m) in dry tropics may be sub-deciduous or semi-evergreen (Miranda & Hernández-X., 1963). Medium deciduous forest was not included in the classification scheme of Miranda & Hernández-X. (1963) apparently because of the very limited distribution of this community type. In areas with a higher or better-distributed rainfall, tall semi-evergreen (> 25 m) or sub-deciduous forests may be found. Medium-stature forests are common in the Pacific Coastal region (Miranda & Hernández-X., 1963; Gallardo, 1996; Peralta-Gómez et al., 2000), as well as in the Atlantic watershed from Hidalgo and Tamaulipas to the Yucatán Peninsula (Ibarra-Manríquez et al., 1995; Martínez & Galindo-Leal, 2002). This vegetation type also covers significant areas of Central America (Janzen & Liesner, 1980). Epiphytes in medium-stature forests are neither as diverse nor as abundant as in humid forests. In Huatulco (Oaxaca), a medium stature deciduous forest was described based on the height and phenology of dominant trees (Salas-Morales, 2002; Salas-Morales et al., 2003; Salas-Morales & Casariego-Madorell, 2010). This forest occurs in areas spanning from sea level to 500 m elevation, and the most frequent families in its canopy are Fabaceae, Euphorbiaceae, Boraginaceae, and Burseraceae. Medium-stature forests often have the largest species richness in the dry tropics because they receive the largest precipitation in the region (Gentry, 1995). Descriptions of medium-stature forests usually include gallery forests (Miranda & Hernández-X., 1963; Pérez-García et al., 2001). These may be highly diverse communities similar to sub-deciduous or semi-evergreen forests, or low diversity communities such as gallery forests (Rzedowski, 1978; Lebrija-Trejos, 2001; Camacho-Rico et al., 2006).

Comparisons of upland vegetation with riparian medium-stature forests have revealed that the latter usually harbors a higher plant species richness (Lott et al., 1987; Gentry, 1995). Typical medium-stature forest genera in riparian vegetation include *Andira*, *Brosimum*, *Cynometra*, *Enterolobium*, *Ficus*, *Hymenaea*, *Inga*, and *Tabebuia.* Riparian communities have gained recognition, mainly because of their potential role as reservoirs of forest species during long dry periods (Kellman et al., 1994; Meave & Kellman, 1994), as biological corridors (Bonesso et al., 2000), and their ability to regulate the hydrological cycle (Lebrija-Trejos, 2001).

Coastal sand dune vegetation, open savannas, and aquatic and halophytic vegetation are examples of typical dry tropics plant communities dominated by small-

sized, generally herbaceous plants (Flores, 1992; Zizumbo & Colunga, 1980; Peralta-Gómez et al., 2000; López-Olmedo et al., 2006; 2007). Palm groves may also be included here, although palms usually reach large heights (Eiten, 1972; 1997; Toledo Rizzini, 1997) (Table 2).

Savannas are plant communities dominated by graminoids (Poaceae and Cyperaceae). These communities occupy vast areas in Africa and South America (Menaut et al., 1995; Eiten, 1997; Furley, 2006), but significant areas with this vegetation type also occur in Australia (Furley, 2006), Mexico, and Central America (Puig, 1972; Meave & Kellman, 1994; López-Olmedo et al., 2006). Climate, soils, and recurrent fires are the main drivers of savanna presence in some regions (Kellman, 1984; Pennington & Sarukhán, 1998; Pennington et al., 2000; Guindão Cruz et al., 2002; Furley, 2006). These communities are not exclusive of the dry tropics since they also occur in more humid climates. In these cases, however, they are associated with oligotrophic soils (Kellman, 1984) or to senescent phases of a limnological development series (Hágsater et al., 2005). In Mexico, this vegetation type is generally related to poorly drained soils, particularly in the Yucatán Peninsula (Miranda & Hernández-X., 1963; Martínez & Galindo-Leal, 2002), although they are also common at sites with rather shallow, well-drained soils (Pennington & Sarukhán, 1998; Pérez-García et al., 2001; López-Olmedo et al., 2006; 2007).

Savannas may completely lack trees or, conversely, they may harbor sparse individual trees and shrubs. In Mexico and Central America, savanna trees often belong to the genera *Pinus* or *Quercus*, leading to their classification as pine or oak open woodland, respectively. Nonetheless, according to Miranda & Hernández-X. (1963), the most common trees in Mesoamerican savannas are *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth (Malpighiaceae), *Crescentia alata* Kunth, *C. cujete* L. (Bignoniaceae), and *Curatella americana* L. (Dilleniaceae).

Despite the ample recognition of the antiquity of savannas worldwide (Eden, 1974; Haffer, 1982), in Mexico and other areas its potential anthropogenic origin has been recurrently discussed (Furley, 2006). For example, Puig (1972) concluded that there is no sufficient evidence to recognize a natural origin for savannas in the southern State of Tabasco. Conversely, López-Olmedo et al. (2007) reported for the savannas of the Isthmus of Tehuantepec the presence of slow-growing plants and a large ensemble of species exclusive of this vegetation type; along with the constancy of their boundaries through time, this finding supports the alternative view that they are a primary vegetation type (López-Olmedo et al., 2007). Moreover, as early as the first half of the 20th century, when human activ-

ity was not yet very intense in the region, the presence of savanna vegetation on the Trans-Isthmian Mountains was reported (Williams, 1939; Goldman, 1951), and paleogeographical and paleozoological data suggest that savannas or analoge grasslands were already present in Mexico since Middle or even Early Tertiary (Rzedowski, 1975). Yet the presence of some grasslands and savanna-like vegetation (sensu Rzedowski, 1978) may be the outcome of human activities in several regions in the country.

Palm groves are communities dominated by species of Arecaceae, almost always monospecifically, in the upper stratum. Although palm groves are generally recognized as a distinct vegetation type, they are usually associated with the humid tropics and are seldom listed as a typical dry tropics community in Mexico. Additionally, its floristic relevance has been greatly overlooked. In Mexico, palm groves, oak groves and tropical pine groves have been classified together as one type of savanna (Hágsater et al., 2005). In Mexico, palm groves occur along the Pacific coast, from Oaxaca to Sinaloa, frequently on sandy soils with shallow water tables (Miranda & Hernández-X., 1963). At some localities, palm groves of *Sabal mexicana* Mart. and *Brahea dulcis* (Kunth) Mart. are favored by human disturbance through recurrent fires (Miranda & Hernández-X., 1963). Stands of *Brahea dulcis* and *B. nitida* André are mostly found on calcareous soils, at elevations ranging from 600 to 2,250 m a.s.l., and in semi-warm to temperate semi-arid climates (Torres-Colín, 2004).

Tropical oak groves, mostly of *Quercus oleoides* (Fagaceae), are normally associated with typical humid forest climates, but they grow at sites with distinct edaphic conditions (Pennington & Sarukhán, 1998). In southern and western Mexico, tropical oak groves occur intermittently from Nayarit to Oaxaca, frequently adjacent to treeless savannas, low deciduous forests, and medium-stature forests (Pennington & Sarukhán, 1998). These oak-dominated communities are highly fragmented and do not cover large continuous areas (Rzedowski, 1978). Perhaps this has led to their disregard in descriptions of the Mexican dry tropics (e.g. Challenger, 1998). However, they were recently acknowledged as an important vegetation type for the Mexican orchid flora (Hágsater et al., 2005). In the mountains of Mexico's dry tropics gradual transitions between TDF and oak forest are common, and species of both vegetation types may coexist in ecoclines.

Tropical pine groves are characterized by a very open and discontinuous tree stratum, whilst graminoids and numerous shrubs of the Fabaceae, Melastomataceae, and Myrtaceae families dominate the understory. Even though this vegetation type is more typical of humid climates, it is also transitional with TDF, particularly in the lowlands of the Isthmus of Tehuantepec.

PHYTOGEOGRAPHY OF THE MEXICAN SEASONALLY DRY TROPICS

Notwithstanding the proposal that western Mexico is an area of diversification for plant species of the dry tropics (Rzedowski, 1962; 1991), the limits of this area of endemism apparently extend to the central portion of the Mexican Pacific coast (Lott & Atkinson, 2002). Around 40% of all species in the modern flora of the Chamela-Cuixmala (Jalisco) region are endemic to the dry tropics of the Pacific watershed (Lott, 1993), with 17% of the flora shared with Central America and 36% with South America. It has been suggested that the distribution of part of the TDF flora from this Mexican region expanded southwards, in exactly the opposite direction that supposedly followed the Amazonian flora along the Atlantic watershed. Given the uncertainty around these distribution models, the floristic links of the typical TDF requires further analysis (Lott & Atkinson, 2002; 2006).

At smaller geographical scales, biogeographical patterns in the dry tropics are also complex; for example, a preliminary phytogeographical analysis of the savanna flora in the Nizanda region (Oaxaca), showed that species of this vegetation type have stronger affinities with the Pacific watershed than with the Atlantic watershed. For the same locality, it was found that the xerophytic vegetation, gallery forest and secondary vegetation have larger similarities with localities in semi-arid areas, such as the Tolantongo Gorge and the Tehuacán-Cuicatlán Valley in central Mexico. This finding is similar to that reported by Acosta-Castellanos (1992) for the vegetation of the upper Tehuantepec River basin, as he identified the strongest floristic similarity of his study area with the Tehuacán-Cuicatlán Valley (Puebla-Oaxaca). Thus, the hypothesis that a much more extended arid region existed in the past that encompassed the Balsas river basin and the Tehuacán-Cuicatlán Valley, south to the Tehuantepec river basin, is further supported (González-Medrano & Chiang, 1988; Acosta-Castellanos, 1992; 1995; Acosta et al., 2003). In contrast, Lebrija-Trejos (2001) reported stronger affinities between the riparian vegetation of Nizanda and the Atlantic humid forests, which may be due to the fact that many species in his study system are riparian habitat specialists adapted to frequent flooding, or at least to permanently high water availability.

Pine savannas provide a different example of the complex biogeographical and ecological relationships for the dry tropics flora (Correa-Metrio et al., 2012). Pines have a clear Holarctic origin, whilst the floristic elements of the understorey supposedly have Neotropical affinities. Interestingly, for a specific plant group such as the orchids the ambiguity holds, given that the orchid flora of these pine savannas is more similar to the tropical oak groves and the sub-deciduous medium-

stature forests surrounding them (Hágsater et al., 2005). Other epiphytic components of the *Pinus-Quercus* savannas, like some *Tillandsia* species, are also considered Neotropical taxa. Under the traditional biogeographical classification of Mexico, the canopy of these savannas may be seen as an example of the mixture of Nearctic and Neotropical plants, though some epiphytes are nearly pine-specific (e.g. *Mormodes lineata* Bateman ex Lindl. [Orchideaceae]).

ORIGIN OF THE MEXICAN SEASONALLY DRY TROPICAL FLORA

Given the location of the Mexican territory on the North American tectonic plate, its biota may be reasonably associated with that of the Nearctic Realm, or more broadly, to the Holarctic Realm (sensu Cox, 2001). Despite this basic geographical principle, the floras of the tropical, subtropical and arid climates of the country have been often related to the Neotropical Realm (Rzedowski, 1991). This broad phytogeographical dichotomy of the country's territory is widely accepted, as exemplified by the prevailing dogma which states that "Mexico is a floristically megadiverse country due (among other causes, such as a highly heterogeneous territory, both climatically and geomorphologically, as well as high speciation rates) to the fact that it is a contact zone between the Nearctic and Neotropical Realms". Although the basic tenets of this statement are unquestionable (the large richness and the biogeographical contact), this idea also seems to be an oversimplification of a history that is actually much more complex. A clear understanding of the origin and evolution of the Mexican flora is still lacking.

The study of plant palaeo-communities, including both xeric and mesic systems, has shown the role of geomorphology as a driver of various biological processes (Cevallos-Ferriz & González-Torres, 2005; Castañeda-Posadas & Cevallos-Ferriz, 2007). For example, temporal patterns of formation, origin and constituent elements are different between the country's two large Sierras Madre (Eastern and Western), and understanding their history is essential if we are to fully comprehend the biogeography of the modern flora.

The Mexican territory and its geologic history are particularly complex. This problem is evidenced by discussions over the origins of the ancestors of the taxa occurring in this country (Diego-Pérez, 2000; Diego-Pérez et al., 1996/97). Floristic assemblages of Mexico's tropical regions display floristic affinities with Central and South America (Rzedowski, 1991), and to a lesser extent with the remaining of North America and the Caribbean region (Diego-Pérez et al., 1996/97; Wendt, 1993;

Burnham & Graham, 1999). In fact, with the exception of Oceania, the modern flora of Mexico shows relationships with the floras of all other continents where vascular plants are found (Cevallos-Ferriz & Ramírez, 2004).

The complexity of the biogeographical identities increases when incorporating the temporal scale. This exercise has resulted in a plethora of proposals for the origin of the Mexican tropical flora including Boreotropical, Austrotropical, Arcto-Tertiary, Madro-Tertiary, Gondwanan, Laurasian, Neotropical-Tertiary and Neogene-North American (Axelrod, 1950a; 1950b; 1975; 1979; Rzedowski, 1970; Wolfe, 1975; Wendt, 1993; Cevallos-Ferriz & Ramírez, 2004; Calvillo-Canadell & Cevallos-Ferriz, 2005). Also, diverse relationships with the modern flora have been proposed, including both with the Holarctic and the Neotropical floras, and to a lesser extent with the Pantropical Realm (Rzedowski, 1962; 1970; 1978; 1991; Chiappy-Jhones et al., 2001). In addition, the presence of palaeo- and neo-endemic Mexican components (Rzedowski, 1991; Rzedowski & Palacios-Chávez, 1977; Soto & Salazar, 2004; Cevallos-Ferriz & Ramírez, 2004) makes it more difficult to establish floristic relationships with other regions of the world.

Disentangling the history of the biogeographical relationships of the Mexican flora is still a challenge, and all proposed models lack full testability to date. The fossil record, albeit incomplete, is the only evidence capable of showing directly which plants grew in Mexico, and sedimentology and taphonomy may help reconstruct the environments in which they lived. With a perspective that integrates geological time, several aspects of the history of Mexican vegetation may be applicable to this country's dry tropics (Calvillo-Canadell & Cevallos-Ferriz, 2005; Castañeda-Posadas & Cevallos-Ferriz, 2007). Among the most striking ones is the finding that some of the genera occurring in the Mexican dry tropics at present occurred in North America since at least 65 million years before present (Ma b.p.).

Oligocene fossil plants from Tepexi de Rodríguez (Puebla) suggest that 30 Ma b.p. a community analogous to modern TDF (or maybe some kind of chaparral) existed in this locality (Ramírez & Cevallos-Ferriz, 2002; Beraldi-Campesi et al., 2005). The species present in this community may have derived from species of tropical humid forests of Eocene age that occurred at higher latitudes (Cevallos-Ferriz & Ramírez, 2004). During the Miocene (ca. 23.5-5.3 Ma b.p.), the tropical humid forest from the El Cien formation (ca. 20 Ma b.p.), Baja California Sur, apparently formed a belt of this vegetation type along the old coastline. As a consequence of volcanic and tectonic activity during the Oligocene-Miocene, new areas of rain shadow appeared, and tropical sub-humid communities replaced the moist vegetation (Castañeda-Posadas & Cevallos-Ferriz, 2007).

Lineages that are present in the various modern communities typical of dry tropics occurred in tropical wet and moist floras since at least some 20 Ma b.p., but this does not imply that modern vegetation types existed through all this time. For example, the floristic composition for the El Cien formation is thought to have been very similar to the recent TDF of Chamela, Jalisco, with the Miocene plants having a larger physiologic ability to transport water, and the Miocene dry season, if there was any, being much shorter (Martínez-Cabrera et al., 2006). Some plant species from the El Cien formation display affinities with western Africa and eastern Brazil (*Copaifera*), whilst other taxa (e.g. *Tapirira*) occurring today in the Isthmus of Tehuantepec have affinities with northern South America (Cevallos-Ferriz & Barajas-Morales, 1994). From this information we can conclude that plants presently considered typical of Neotropical communities, such as *Andira*, *Ficus*, *Maclura*, and *Tetragastroxylon*, grew in Mexico at least since some ca. 20 Ma (Martínez-Cabrera et al., 2006).

Angiosperms made their evolutionary appearance at 167-199 Ma b.p. at the end of Jurassic (Bell et al., 2010), and underwent important diversification and radiation processes during the Cretaceous (Sims et al., 1999; Magallón & Sanderson, 2005), particularly ca. 102-130 Ma b.p. (Barremian-Uppermost Albian, Lower Cretaceous; Magallón & Castillo, 2009). In the Late Cretaceous, two distinctive floristic provinces existed in the Northern Hemisphere. One of them included eastern North America and Europe (Normapolles flora), whereas the other comprised most of Asia and western North America (Aquilapollenites flora; Raven, 1975; Wolfe, 1975). For Mexico, a third province was identified for the same period, namely the Monocolpates province, which was established in the southern part of the country (Martínez-Hernández & Ramírez-Arriaga, 1996). Palynological information demonstrates that the Mexican territory has an ancient influence of Laurasian elements, but with an important presence of Gondwanan plant groups like *Afropollis*, *Proxapertites* and *Nothofagidites* since Late Cretaceous (Martínez-Hernández & Ramírez-Arriaga, 1996).

One of the first alternative explanations for the presence of a Mexican tropical flora showing biogeographic relationships with several parts of the world is centered on the Geoflora hypothesis (Chaney, 1959). The basis for this hypothesis was the notion of a flora distributed around the Arctic Ocean that later began to migrate southwards as a whole, known as the Arcto-Tertiary flora (Axelrod, 1975; Wolfe, 1975; Tiffney, 1985a,b). The concept was later expanded, giving way to the notions of Neotropical Tertiary Geoflora and Madro-Tertiary Geoflora. Apparently, however, the fossil record has not supported any of the proposed migration routes (Tiffney, 1985b).

A second hypothesis states that during the Paleogene (ca. 65-23 Ma b.p.) the world's tropical flora was partitioned between the Northern and Southern Hemispheres, that is, a Boreotropical Realm versus an Austrotropical Realm (Wolfe, 1975; Tiffney, 1985a,b). The Boreotropical flora may have colonized and radiated within the emerging Mexican territory (Cevallos-Ferriz & González-Torres, 2005; Calvillo-Canadell & Cevallos-Ferriz, 2005). The expansion model for the Boreotropical flora assumes migrations along the coast of the Tethys Sea and later along the North Atlantic Ocean, or else across the Bering land-bridge, when the climate in North America was warmer than today (Wolfe, 1975; Tiffney, 1985b). The Boreotropical flora hypothesis seems to offer a better explanation for the strong floristic relationships between eastern North America (including Mexico) and eastern Asia (Tiffney, 1985b; Smedmark & Anderberg, 2007). Further, this hypothesis does not conceive the flora as a fixed, unchangeable entity; rather, it recognizes that its composition varies depending on its geographical coordinates, and that species migrate across the territory at different rates and through different routes. In addition to the fossil record, the proposed migration of the Boreotropical flora has been supported by biogeographical analyses for several taxonomic groups, such as amphibians, reptiles, spiders, bees, beetles and other invertebrates, as well as for modern plants (Lavin & Luckow, 1993; Smedmark & Anderberg, 2007).

At present the largest differences in tropical vegetation and floras occur between the Paleotropics and the Neotropics (Wolfe, 1975). Despite the striking ecological and geological similarities between Africa and South America (Wolfe, 1975), a clear differentiation between the floras of these two continents has long existed (Burnham & Graham, 1999). There is an almost passionate controversy as to whether the flora of Mexico came from the north, either from the North American Eocene floras that are part of the Boreotropical flora (Wolfe, 1975; Tiffney, 1985a; Wendt, 1993; Cevallos-Ferriz & Ramírez, 2004), or from Central- and South America (Rzedoswki, 1991). This controversy is further complicated by the fact that to any given flora having a single biogeographical origin several dispersal routes may be attributed. For example, Gondwanan plants are likely to have arrived to Mexico via South America or via Africa-Europe-North America (Wendt, 1993). The controversy on the origin of the tropical Mexican flora makes much sense because of the geographical proximity of Mexico to Central and South America, and given the similarities between modern biotas present in these regions. Nonetheless, the fossil record suggests that the flora of Mexico is much older than previously thought (Tiffney, 1985a; Cevallos-Ferriz & Ramírez, 2004; Calvillo-Canadell & Cevallos-Ferriz, 2005). For the case of Mexico it is true that fossil plants related to

Southern Hemisphere lineages have been identified, but the oldest records for these plants suggest that their origin was rather in Mexico and that they dispersed from this country into South America (Cevallos-Ferriz & Ramírez, 2004). Thus, based on direct evidence we now know that at least some elements of the flora (e.g., *Andira*, *Copaifera*, *Hymenaea*, *Inga*, *Pithecellobium* [Leguminosae], *Tetragastroxylon* [Burseraceae], *Haplorhus*, *Loxopterigium*, *Tapirira* [Anacardiaceae], and *Ficus*, *Maclura* [Moraceae]), traditionally linked to the Mexican Neotropical biomes, occurred in Mexico much before than originally thought, to the point that it is necessary to conclude that these 'Neotropical' components became part of the tropical flora via the Northern Hemisphere rather than via the Southern Hemisphere (Calvillo-Canadell & Cevallos-Ferriz, 2005).

According to Lavin & Luckow (1993), the Boreotropical origin hypothesis for the tropical North American flora (including Mexico) has a testable prediction: any taxon having its diversification center in Mesoamerica and being represented in the fossil record in the region since the Tertiary, should have its sister groups in the Old World tropics, whereas the derived groups should occur in South America. After testing this prediction through a molecular phylogenetic analysis for two modern groups of legumes, these authors obtained results consistent with the Boreotropical hypothesis. Similarly, in Mexico there are several taxa thought to be ancestral of groups that radiated later in South America (Rzedowski, 1991), with examples provided by species of Burseraceae (Becerra, 2003; Dick & Wright, 2005; Weeks et al., 2005), Orchidaceae (Cox et al., 1997; Van den Berg et al., 2000; Soto & Salazar, 2004; Hágsater et al., 2005), Anacardiaceae, Berberidaceae, Cactaceae, parts of Moraceae and Asteraceae (Cevallos-Ferriz & Ramírez, 2004; Edwards & Donoghue, 2006), as well as for *Leucaena* and *Ateleia* (Leguminosae, Pennington et al., 2006a).

Based on new fossil record, it has been proposed that Burseraceae made its first appearance in North America since the Late Paleocene/Early Eocene (Becerra et al., 2012), and that by the beginning of the Late Oligocene (23 Ma b.p.) this family dispersed into other parts of the World (Weeks et al., 2005; Dick & Wright, 2005). Weeks et al. (2005) suggested that *Beiselia mexicana* Forman, the only representative of this monotypic genus and discovered recently in the TDF of western Mexico, diverged early within the family, and that its sister clades presently occur both in America and the Old World tropics. Based on the taxa used by these authors, the positions occupied by modern Mexican species indicate an early separation, both in *Bursera* and in *Protium*, whilst South American and African groups are less differentiated from each other; Weeks et al. (2005) go as far as proposing that *Commiphora* is a subgroup derived from *Bursera*. Similarly, there is evidence that the genus *Bursera*

has undergone an intense diversification in Mexico for over 50-57.1 Ma (Becerra, 2005; Becerra et al., 2012), and that its sister groups are basically African (the genera *Commiphora* and *Boswellia*), with the exception of the South American species, *Commiphora leptophloeos* (Mart.) J.B. Gillett (Becerra, 2003), and a new species from limestone outcrops in Central Brazil (A.C. Sevilha, pers. comm.; Weeks et al., 2005). For these two species, the possibility of long-term dispersal has received wider acceptance (Weeks et al., 2005). In addition, based on molecular information, Becerra et al. (2012) established links between the orogeny in Mexico, the radiation of the genus *Bursera* and the possible origin of tropical dry forest in the country, placing the origin of this vegetation type some 30 to 37 Ma b.p. In fact, it has been proposed that ca. 50 Ma b.p., at the end of the Early Eocene, the New World experimented changes that promoted seasonality as less water evaporated from the sea, causing a reduction of the range of the wet tropical vegetation (Graham, 2011).

Much information related to the Orchidaceae family supports the presence of very old orchid lineages in Mesoamerica. For example, Mesoamerica and the Caribbean are thought to be the centers of origin of Laelinae and Pleurothallidinae. Particularly for Laelinae (a subtribe comprising 43 genera and 1,466 species), it has been proposed that the basal lineages of numerous taxa occur in Mexico, whereas the most derived groups are present in South America (Van den Berg et al., 2000). This pattern was observed for several groups in this family, such as *Arpophyllum*, *Bletia*, *Chysis*, *Coelia*, *Hexalectris*, *Isochillus* and *Ponera*, and for one of the oldest groups in Orchidaceae, namely the subtribe Cypripedioideae. The oldest groups of this subtribe with a distichous phyllotaxy (e.g. *Mexipedium* and *Selenipedium*) occur in Mesoamerica, and the range of one of the oldest species in the entire subtribe, *Cypripedium irapeanum* La Llave et Lex., is currently restricted to Mexico (Cox et al., 1997). As far as the understanding of the group's biogeography goes, the idea of a Boreotropical flora widely distributed in the Northern Hemisphere during the Palaeogene and Early Neogene is again central. Later on, the contraction of its geographical range in the continent would result from the widespread impact of Pleistocene climatic changes (Cox et al., 1997; Wendt, 1993).

The information examined so far provides stronger support to the hypothesis of a Boreotropical origin for the Mexican flora than to alternative Geofloras hypotheses (Lavin & Luckow, 1993), particularly than to the one claiming a recent migration from South America (Pennington et al., 2006a). Therefore, one may reasonably assume that part of the ancestral Mexican flora expanded southwards, also into the Antilles, where it diversified and persisted to present day, conferring a distinctive character to the American tropical regions (Cox, 2001). The Boreotropical hypoth-

esis is also compatible with the presence of antique taxa in the Antilles (Santiago-Valentin & Olmstead, 2004) and with the large generic similarity between western Mexico and Cuba (Borhidi, 1996; Diego-Pérez et al., 1996/97).

More phylogenies of Mexican species and their sister groups occurring beyond the country's borders are needed in order to determine the ultimate sources and relative ages of the components of this diverse biota (Lavin & Luckow, 1993; Cevallos-Ferriz & Ramírez, 2004; Calvillo-Canadell & Cevallos-Ferriz, 2005). Of course, one must not overlook the possibility that Mexico has functioned as a zone of biogeographical contact for a long time, and not only after the recent establishment of the Central American landbridge (Pennington et al., 2006a). It is likely that since the Early Eocene, migrations from the Southern Hemisphere had provided a 'recent Neotropical' character to the vegetation of the Mexican tropics (Graham, 1993; Wendt, 1993), in particular to the wet tropics since the Pliocene. The palaeopalynological records from Central and South America suggest that tropical elements from the Neotropical Realm arrived in Mexico from the Miocene onwards (Burnham & Graham, 1999). If this is true, it would be necessary to quantify better the relative contribution of each biogeographic component to the Mexican flora, as well as its timing.

A panbiogeographic study of genera of the Euphorbiaceae family suggested a Gondwanan origin, with a later Neotropical radiation (Martínez-Gordillo & Morrone, 2005). Besides, for Mexican and Central American species of *Ruprechtia* (Polygonaceae), robinioid legumes, *Chaetocalyx* and *Nissolia* (Fabaceae), and *Loxopterygium* (Anacardiaceae), an important diversification process took place both during and before the Pleistocene from taxa with previous (Mid-Miocene to Pliocene) existence in South America (Pennington et al., 2004; Lavin, 2006). Moreover, it has been proposed that the Bromeliaceae family probably originated in the Guiana Shield ca. 100 Ma b.p. (Givnish et al., 2011).

Contradictory information has been published about migration routes for some taxonomic groups; for example, Melastomataceae are thought to have originated in North America (Early Eocene fossils from Dakota) and to have dispersed later into Central and South America (Oligocene), and subsequently to Africa and Asia (12 to 14 Ma b.p.; Renner et al., 2001). However, the almost exactly opposite pattern for this family was proposed by Morley & Dick (2003), who contend that Melastomataceae has a Gondwanan origin, and that this family should have dispersed into North America through Central America a long time ago.

The evidence examined so far suggests that the origin of the Mexican tropical flora, as we know it today, began in the Upper Cretaceous and that some elements tra-

ditionally considered Neotropical were already in the country at that time. Although the full explanation of how they arrived in Mexico that long ago remains a challenge, the Boreotropical flora hypothesis faces this problem reasonably well. Apparently, radiation, speciation and diversification processes were very active in Mexico during Cenozoic due to a fragmented topography caused by active geological evolution that continues to date (Cevallos-Ferriz & González-Torres, 2005; Calvillo-Canadell & Cevallos-Ferriz, 2005).

THE IMPORTANCE OF SEASONALLY DRY TROPICS IN THE MAINTENANCE AND DIVERSIFICATION OF THE XEROPHYTIC FLORA

North American deserts are relatively recent in geological time (Briones, 1994), according to their suggested age of ca. 8 Ma b.p. (Van Devender, 2000). Much of the Mexican territory presently occupied by deserts was mountain-free until relatively recent times (Ferrusquía-Villafranca, 1993; Cevallos-Ferriz & Ramírez, 2004; Cevallos-Ferriz & González-Torres, 2005). For example, heights at the Sierra Madre Occidental peaked between 38 and 20 Ma b.p. (Ferrari et al., 2005), and maximum elevation in the Sierra Madre Oriental occurred roughly at the same time, that is ca. 28.4-37.2 Ma b.p. (Upper Eocene to Lower Oligocene; Eguiluz de Antuñano et al., 2000). Before the Upper Paleocene (ca. 55.8 to 58.7 Ma b.p.), there were nearly no emerged lands in the southern part of the North American tectonic plate. Consequently, there were no strong biological connections between North and South America, despite the existence of archipelagos that could have served as stepping stones (Santiago-Valentin & Olmstead, 2004), creating a weak link between these two continental land masses, particularly for animals (Pennington et al., 2006b).

It has been repeatedly pointed out that the fossil record supports the idea of an evolutionary route for Mexican vegetation starting from the tropical wet, through the tropical sub-humid, to the xerophytic vegetation (Rzedowski, 1978; 1991; Cevallos-Ferriz & Ramírez, 2004). Also, the cores of the ranges of those species that are shared between TDF and the deserts of northern Mexico suggest that the latter systems derived from the dry forests (Lott & Atkinson, 2002), despite the large diversity of Mexican deserts and their high level of endemism both at the genus and family levels (Rzedowski, 1962; Lavin et al., 2003).

In Mexico, topographically rocky systems (e.g. outcrops, karst terrain, lava fields) where xerophytic communities thrive are common, though they are quite dis-

tant from the core of Mexico's large arid and semiarid regions. Such xerophytic communities are often patchily distributed within a matrix of mesophytic vegetation. Consequently, these communities have been referred to as 'xerophytic vegetation enclaves' (Pérez-García & Meave, 2004). Edaphic aridity imposes similar constraints on plants as those derived from desert climates, which leads to ecological similarities between these environments. González-Medrano (1996) suggested that an important step in the colonization of arid zones was the previous adaptation in island-like xerophytic environments, particularly in rocky habitats with limestone and basaltic substrates.

The vegetation of rocky environments is very heterogeneous regarding species richness. For example, 66 species of vascular plants occur in such habitats in Ivory Coast (Porembski et al., 1996), 86 in Rio de Janeiro, Brazil (Meirelles et al., 1999), between 100 and 200 in Córdoba Province, Argentina (Cabido et al., 1990), 232 in Serra dos Carajas, Brazil (Silva et al., 1996), ca. 538 in the Pedregal (lavafield) of San Ángel, Mexico (Rzedowski, 1954), and 614 in southern Venezuela (Groeger & Barthlott, 1996). Although some of these systems harbor relatively few species, they commonly contain a large number of endemic taxa (Porembski et al., 1994; González-Medrano, 1996; Groeger & Barthlott, 1996; Silva et al., 1996; Porembski, 1996; Palvetic & Trinajstic, 1997; González-Medrano & Hernández Mejía, 1998; Porembski et al., 1998; Danin, 1999; Meirelles et al., 1999). In some places the presence of paleoendemics is notorious (Soto et al., 1990; Porembski et al., 1994; Fleischmann et al., 1996). For example, in dry areas of Cuba, the largest species richness and densities are concentrated in the *mogotes* or limestone outcrops (Borhidi, 1996).

Habitat islands may be relicts of formerly more widespread communities that underwent spatial contraction because of climate changes, as suggested for some montane (Rzedowski & Palacios-Chávez, 1977; Danin, 1999; Watson & Peterson, 1999) and lowland communities (Eden, 1974; Meave & Kellman, 1994). In this context, plant communities that develop on rock outcrops generally represent habitat islands which differ considerably from their biological surroundings, both in terms of their floristic composition and their physiognomy (Porembski et al., 1997). These habitats are characterized by thin and discontinuous soils (Silva et al., 1996), associated to a low water retention capacity and low fertility (Groeger & Barthlott, 1996; Porembski et al., 1996; Porembski et al., 1998; Szarzynski, 2000). A distinctive feature of such vegetation is the prevalence of herbs over trees, among which monocots are noteworthy (Porembski et al., 1998). In turn, and depending on the specific location, abundance of succulent and poikilohydric plants is very variable (Porembski, 1996; Porembski et al., 1995). A remarkable feature common to most rocky systems is their

relative stability through time (Porembski et al., 1998; Burke, 2003), and therefore characterizing these systems as successional is unjustified (Ehrendorfer, 1962).

A related example includes those plants thriving on karstic terrains. Frequently, these habitats harbor endemic plants (Borhidi, 1996; Pérez-García & Meave, 2004), for example *Beaucarnea sanctomariana* L. Hernández in Los Chimalapas (Hernández-Sandoval, 2001), and *Agave guiengola* Gentry on Mt. Guiengola (Torres-Colín, 1989), both of them being endemic taxa to the Isthmus of Tehuantepec, Oaxaca. The presence of the palaeoendemic *Mexipedium xerophyticum* (Soto Arenas, Salazar et Hágsater) V.A. Albert et M.W. Chase (Orchidaceae; Soto et al., 1990) at Los Chimalapas region suggests that at least some elements of the karstic flora are very old, as this species diverged from its sister group, the Asiatic genus *Paphiopedillum*, at 16.4 to 23 Ma b.p. (Albert, 1994). The degree of endemism and the taxonomic composition of the xerophtic vegetation typical of limestone outcrops suggest that they represent relict communities embedded within a mesophytic environment (Pérez-García et al., 2001).

The existence of arid environments within mesophytic ecosystems in Mexico is documented in the fossil record. For instance, at Los Ahuehuetes, near the fossiliferous locality of Tepexi de Rodríguez (Puebla), volcanic ash and associated sandstones formed soils with low water retention capacity, resulting in edaphic aridity. Moreover, the hydrographic conditions at this locality changed drastically, including the disappearance of rivers and lakes, an indication that the region became drier. Such environmental development is likely to have selected against taxa that presumably derived from tropical humid vegetation, giving way to a tropical sub-humid type represented by the fossils studied to date (Ramírez & Cevallos-Ferriz, 2002; Cevallos-Ferriz & Ramírez, 2004; Calvillo-Canadell & Cevallos-Ferriz, 2005). Similarly, it was recently shown how vegetation could have evolved in Panotla (Tlaxcala), central Mexico, from the Miocene to the present, changing from a tropical rain forest to the modern grasslands that characterize the area. Apparently, these changes are also intimately linked to processes of edaphic aridity and changes in the region's hydrologic regime, all because of the limited capacity of volcanic soils to retain water (Castañeda-Posadas et al., 2009).

There is reliable information that during glaciation events in the Late Pleistocene a large proportion of the territories presently corresponding to the Chihuahuan and Sonoran deserts were covered by oak or juniper forests, which thrived in a dry but temperate climate (Bryant, 1974; Wells, 1977; Valiente-Banuet, 1995; Van Devender, 2000; Van Devender et al., 2000). Similarly, based on the first fossil record of a giant anteater (*Myrmecophaga tridactyla*) for North America (dating from Early

Pleistocene), it may be inferred that at that time savannas occurred along the coast of the Gulf of California (Webb & Rancy, 1996). This is interesting because recurrent fires characterize this vegetation type, a feature that is incompatible with the most representative xerophytic forms typical of Mexican deserts (succulents, leafless crassicauls, spiny succulent rosettes, etc.). Although it is likely that in this region xerophytic plants existed, to be best of our knowledge there are no fossil records older than 10,000 years for the most xerophilous species, such as *Larrea*, *Fouquieria*, and *Hechtia* (Wells, 1977; Schultheis & Baldwin, 1999).

Pleistocene refugia have been proposed as a maintenance mechanism for xerophytic vegetation. According to Wells (1977), such refugia should have the following features: (a) a location at tropical latitudes; (b) protection from the effects of polar air masses; and (c) present regional or local aridity. These three prerequisites are met in the southernmost regions of the Chihuahuan desert, such as the Estórax river basin (Querétaro), the Meztitlán Gorge (Hidalgo) and the Tehuacán-Cuicatlán Valley (Puebla-Oaxaca). The high biological richness and degree of endemism at these sites support this idea; however, this Pleistocene refuge model may suffer from similar criticisms as those expressed against the tropical moist forest refuges (Amorin, 1989; Meave & Kellman, 1994; Meave, 2001; Jaramillo et al., 2006). Many plants endemic to the North American deserts are absent from the southernmost deserts, which are allegedly refuge areas. Yet the largest problem continues to be that a Pleistocene (or even a slightly older) age for these refuges would be insufficient to explain the intense radiation of the Mexican xerophytic flora. Moreover, this hypothesis fails to explain the routes and modes of plant colonization between North and South America.

Hypotheses concerning patterns of morphological evolution for Cactaceae have been proposed based on *Pereskia*, a genus displaying some of the most plesiomorphic traits in the family. Apparently, *P. lychnidiflora* diverged earlier than other species of this genus and of the family in general (Edwards & Donoghue, 2006). In a comparative study of morpho-architectonic and distributional patterns of Cactaceae in a dry tropical landscape of southern Mexico (where *P. lychnidiflora* and other 18 cactus species occur), spatial patterns of vegetative characters matched the family's molecular phylogeny, and those plants having the most derived traits grew on limestone outcrops, the most xerophytic habitats in the region (Tovar-Romero, 2005).

It is surprising that rupicolous vegetation has received so little attention despite its large biological importance (Meirelles et al., 1999; Burke, 2003); however, it was recently suggested that these communities occur in habitats that are analogous to those where the process of adaptation to xerophytic conditions may have arisen

(Pérez-García & Meave, 2004). It is assumed that these habitats host plants whose ancestors occupy a basal position in the phylogeny of their respective groups, thus some systematists argue that the taxa diverged long ago, and the rupicolous floras are relict communities. Furthermore, the high degree of plant endemism in these habitats suggests that some taxa have maintained their individuality for a very long time.

THE PAN-AMERICAN BIOGEOGRAPHICAL REALM

In tropical dry regions, the precipitation regime is highly seasonal and there is a considerable diversity of plant communities. Such variation in composition, phenology, and structure is reflected in the existence of many vegetation types whose floristic elements display a large variation in their morphology and physiology. With some exceptions, soil fertility is high in these environments, and water is the most limiting factor (Pennington et al., 2006a). Plants respond to the variation in water availability with the same intensity along a climatic gradient within a large region and within a single landscape. The complex responses of vegetation to environmental heterogeneity are central in understanding the high species diversity that characterizes the dry tropics, especially by allowing the coexistence of species typical of moist habitats with those clearly adapted to xeric conditions.

The presence of fire or highly specific soil characteristics such as low fertility, in some portions of this climatic region has led to the development of savanna-like communities, with very unique floristic components. Typical TDF trees and succulent plants are fire intolerant, so that the presence of these plants suggests that TDF is not subjected to much fire disturbance. In fact, this vegetation type might well be much more locally persistent than other vegetation types. The spiny low stature tropical forest, perhaps a marginal variety of TDF, as well as plant communities on rocky outcrops, share many taxa with deserts, and the ancestors of the highly diverse modern desert plants are likely to have first evolved in this types of communities.

Graham (2011) suggested that the study of modern communities that are adjacent or close to each other in space is useful for understanding how different plant communities have replaced each other through time. The intermediate position of the dry tropics between humid and arid ecosystems (Trejo, 1996) bestows upon it a large biological value, particularly from a biogeographical perspective (Pennington et al., 2000). Additionally, this ecosystem boasts an important endemic component, which gives the TDF vegetation an identity in its own right. Both the fossil record

(Cevallos-Ferriz & González-Torres, 2005) and the molecular evidence point to the antiquity of the history of Mexican dry tropical vegetation (> 20 Ma b.p.; Becerra, 2003; 2005; Weeks et al., 2005). There is a relative consensus that the tropical floras from the Cenozoic that occurred at higher latitudes of North America (where this vegetation is lacking at present) may be important precursors of the Mexican tropical biota. Its marginal character and relative isolation (given the peninsular position of the Mexican territory on the North American plate) may have caused Mexico to act as a refuge for the Boreotropical flora, but also as an ecological island, while permitting an active differentiation process in its flora (Cevallos-Ferriz & González-Torres, 2005). Based on these considerations, we conclude that treating TDF as a plant community that has a prominent South American component is not warranted, and thus this plant formation cannot be considered as being part of the Neotropical Realm.

The floristic similarities between TDF and the typical vegetation of the arid regions of Mexico and southern United States, along with the different forms of transitional vegetation between them, lead to the idea that the xerophytic vegetation of the hot North American deserts shares a common biogeographical origin with TDF (Van Devender, 2000), although the latter seems to have an older origin. Many representative plant species of the hot North American deserts have been traditionally associated with the Neotropical Realm, including the genera *Agave*, *Hechtia*, *Larrea*, *Opuntia*, *Prosopis*, and others that are more typical of the Mexican TDF like *Bursera*, *Fouquieria*, and *Pachycereus*. Therefore, and in agreement with Rzedowski (1978), we argue that the biogeographical classification of the TDF and the hot North American deserts (Sonoran, Chihuahuan and Mohave) as belonging to two different biogeographical realms does not make sense, at least from a floristic perspective. Besides, the prevalence of Agavaceae and Cactaceae in these deserts is inconsistent with a true Gondwanan origin, as these families are quasi-endemic to the Americas. Likewise, the Fabaceae component of these deserts does not match the Gondwanan origin hypothesis (Doyle & Luckow, 2003). In particular, apparently Agavaceae originated in North America ca. 20-26 Ma b.p., and *Yucca* seems to be one of the basal clades of this family (Good-Avila et al., 2006).

If TDF is not Neotropical, and the North American hot deserts are not Nearctic, what are they? There is no easy answer to this question, as the elements comprised in each of these two floras could have its own, different geographical origin, and if they originated outside of this region, they could have migrated into it at different times. In our view, the distinction between the Nearctic and the Neotropical floristic Realms needs to be revised in the light of a historical biogeographical perspective.

The evolutionary history of the seasonally dry tropical flora of Mexico strongly suggests that the traditional Neotropical vs. Nearctic biogeographical dichotomy should be replaced by the recognition of the existence of a Pan-American Realm.

A Pan-American Realm would result from the merging of two previously recognized and widely accepted realms, and thus its high-ranking position is warranted. Moreover, this biogeographical realm as a natural entity is strongly supported by the existence of numerous endemic taxa, particularly of higher rank. In the case of plants, well-known examples of such Pan-American endemic or nearly endemic higher taxa are Agavaceae, Bromeliaceae, Cactaceae, Cannaceae, Crossosomataceae, Heliconiaceae, Fouqueriaceae, Limnanthaceae, and Simmondsiaceae. Notable endemic animal taxa include Ramphastidae, Tinamidae, Trochilidae and Troglodytidae among birds, as well as the mammalian groups Didelphidae, the Platyrrhini monkey families, and the superorder Xenarthra (Edentata). Further examples of animal Pan-American endemics are *Agkistrodon*, *Crotalus*, *Bothrops*, and other snake genera in the Viperidae family, as well as the Phrynosomatidae family and the Liolaeminae subfamily of lizards.

We suspect that the term 'tropical' within the word 'Neotropical' is to some extent responsible for the widespread tendency to associate the Neotropical Realm with tropical climates, on the one hand, and by default the Nearctic Realm with temperate and cold climates, on the other. In fact, in Mexico the line separating frost-free from frost-prone areas is frequently used as an indication of the location of the major biological frontier separating two biogeographical realms. Although even a superficial look of modern climatic heterogeneity throughout the Americas would prove this idea incorrect, the mistake becomes colossal when palaeoclimatic heterogeneity is considered.

FINAL REMARKS

Undoubtedly, numerous aspects of the dry tropics of Mexico remain poorly known, especially those related to regeneration, dispersal, and phytogeography. Our knowledge of the dry tropics flora is uneven; while there are localities for which inventories are very complete and reliable, for many others there is virtually no available information, particularly areas along the coasts of Michoacán, Oaxaca and Chiapas, despite significant efforts to overcome this deficiency (Zizumbo & Colunga, 1980; Pineda-García et al., 2007; Salas-Morales et al., 2003; 2007).

At some localities, mostly in western Mexico, TDF has an important endemic component (Lott, 1985; 1993; Lott & Atkinson, 2002). This feature alone justifies not

treating the dry tropics flora as a depauperate subset of the humid tropics flora (Toledo Rizzini, 1997; Gentry, 1995; Becerra, 2005). Conversely, it is more reasonable to recognize both ecosystems as distinct entities with a partially shared history: the tropical humid vegetation contributes lushness and biodiversity, whereas the vegetation of the dry tropics contributes a complex history and a large share of endemic species. Unfortunately, the vegetation in the dry tropics, particularly the forest communities, is threatened worldwide due to human activities (Gillespie et al., 2000; Miles et al., 2006; Pennington et al., 2006a; Maass et al., 2010), and in Mexico annual rates of TDF deforestation are very high (Mooney et al., 1995; Trejo & Dirzo, 2000). The transformation of dry tropical ecosystems may have consequences not only for biodiversity maintenance, but also for ecosystem functioning (Maass, 1995) and future climate change (Miles et al., 2006). The exclusivity of the dry tropics flora should be better appreciated, and this character should suffice to encourage the establishment of nature protection areas in this biome of large contrasts and spectacular colors.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to Jerzy Rzedowski for his kind invitation to write a contribution to this meaningful issue of Acta Botanica Mexicana. The insightful comments of A. Búrquez, A. Correa-Metrio, H. Flores, G. Ibarra-Manríquez, T. Kavanagh, M. Lavin, J. J. Morrone, and J. L. Villaseñor greatly improved this manuscript, as well as those of J. X. Becerra and O. Briones, who acted as reviewers and made numerous constructive remarks. This study received financial support from PAPIIT-UNAM (IN221503-3) and CONACyT (CB-2009-01-128136).

LITERATURE CITED

Acosta, S., A. Flores, A. Saynes, R. Aguilar & G. Manzanero. 2003. Vegetación y flora de una zona semiárida del río Tehuantepec, Oaxaca, México. Polibotánica 16: 125-152.

Acosta-Castellanos, S. 1992. La parte alta de la cuenca del río Tehuantepec, Oaxaca: flora, comunidades y relaciones fitogeográficas. M. Sc. Thesis. Instituto Politécnico Nacional. México, D.F., Mexico. 82 pp.

Acosta-Castellanos, S. 1995. Introducción a la fitogeografía de Oaxaca. In: Vásquez-Dávila, M. A. (ed.). Sociedad y naturaleza en Oaxaca. La tecnología agrícola tradicional. Instituto Indigenista Interamericano, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología & Instituto Tecnológico de Oaxaca. México, D.F., Mexico. pp. 39-47.

Albert, V. 1994. Cladistic relationships of the slipper orchids (Cypripedioideae: Orchidaceae) from congruent morphological and molecular data. Lindleyana 9: 115-132.

Amorin, D. S. 1989. Refuge model simulations: testing the theory. Rev. Bras. Entomol. 35: 803-812.

Arriaga, L. & J. L. León. 1989. The Mexican tropical deciduous forests of Baja California Sur: a floristic and structural approach. Vegetatio 84: 45-52.

Axelrod, D. I. 1950a. Evolution of desert vegetation in western North America. Contrib. Paleontol. 27: 215-306.

Axelrod, D. I. 1950b. Classification of the Madro-Tertiary flora. Contrib. Paleontol. 27: 1-22.

Axelrod, D. I. 1975. Evolution and biogeography of Madrean-Tethyan sclerophyll vegetation. Ann. Mo. Bot. Gard. 62: 280-334.

Axelrod, D. I. 1979. Desert vegetation, its age and origin. In: Goodin, J. R. & D. K. Morthington (eds.). Arid land plant resources. Texas Technical University Press. Lubbock, Texas, USA. pp. 1-72.

Balvanera, P. 1999. Diversidad beta, heterogeneidad ambiental y relaciones espaciales en una selva baja caducifolia. Ph.D. Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., Mexico. 119 pp.

Balvanera, P., E. Lott, G. Segura, C. Siebe & A. Islas. 2002. Patterns of β-diversity in a Mexican tropical dry forest. J. Veg. Sci. 13: 145-158.

Becerra, J. X. 2003. Evolution of the Mexican *Bursera* (Burseraceae) inferred from ITS, ETS, and 5S nuclear ribosomal DNA sequences. Mol. Phylogenet. Evol. 26: 300-319.

Becerra, J. X. 2005. Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. P. Natl. Acad. Sci. USA 102: 10919-10923.

Becerra, J. X., K. Noge, S. Olivier & D. L. Venable. 2012. The monophyly of *Bursera* and its impact for divergence times of Burseraceae. Taxon 61: 333-343.

Bell, C. D., D. E. Soltis & P. S. Soltis. 2010. The age and diversification of the Angiosperms re-revisited. Am. J. Bot. 97: 1296-1303.

Beraldi-Campesi H., S. R. S. Cevallos-Ferriz, E. Centeno-García, C. Arenas-Abad & L. P. Fernández. 2005. Sedimentology and paleoecology of an Eocene-Oligocene alluvial-lacustrine arid system, Southern Mexico. Sediment. Geol. 191: 227-254.

Bonesso, A., B. Machado & J. M. Felfili. 2000. Diversidade e distribuição de espécies arbóreas em duas matas de galeria na micro-bacia do riacho Fundo, Distrito Federal. Acta Bot. Bras. 14: 197-214.

Borhidi, A. 1996. Phytogeography and vegetation ecology of Cuba. Akadémiai Kiadó. Budapest, Hungary. 923 pp.

Bowman, D. M. 1996. Diversity patterns of woody species on a latitudinal transect from the monsoon tropics to desert in the Northern Territory, Australia. Aust. J. Bot. 44: 571-580.

Briones, O. 1994. Origen de los desiertos mexicanos. Ciencia 45: 263-279.

Bryant, V. M. Jr. 1974. Late Quaternary pollen records from the east-central periphery of the Chihuahuan desert. In: Wauer, R. H. & D. H. Riskind (eds.). Transactions of the symposium on the biological resources of the Chihuahuan Desert region, United States and Mexico. U.S. Department of the Interior, National Park Services Transactions and Proceedings Series 3, 1997. Washington, D.C., USA. pp. 3-21.

Burgos A. & J. M. Maass. 2004. Vegetation change associated with land-use change in tropical dry forest areas of Western Mexico. Agr. Ecosyst. Environ. 104: 475-481.

Burke, A. 2003. Inselbergs in a changing world - global trends. Divers. Distrib. 9: 375-383.

Burnham, R. J. & A. Graham 1999. The history of Neotropical vegetation: new developments and status. Ann. Mo. Bot. Gard. 86: 546-589.

Búrquez, A. & A. Martínez-Yrízar. 2010. Límites geográficos entre las selvas bajas caducifolias y matorrales espinosos y xerófilos: ¿qué conservar? In: Ceballos, G., L. Martínez, A. García, E. Espinosa, J. Bezaury & R. Dirzo (eds.). Diversidad, amenazas y prioridades para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México. Fondo de Cultura Económica. México, D.F., Mexico. pp. 53-62.

Cabido, M., A. Acosta & S. Díaz. 1990. The vascular flora and vegetation of granitic outcrops in the upper Cordoba mountains, Argentina. Phytocoenologia 19: 267-281.

Calvillo-Canadell, L. & S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2005. Diverse assemblage of Eocene and Oligocene Leguminosae from Mexico. Int. J. Plant Sci. 166: 671-692.

Camacho-Rico, F., I. Trejo & C. Bonfil. 2006. Estructura y composición de la vegetación ribereña de la barranca del río Tembembe, Morelos, México. Bol. Soc. Bot. Méx. 78: 17-32.

Castañeda-Posadas, C., L. Calvillo-Canadell & S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2009. Woods from Miocene sediments in Panotla, Tlaxcala, Mexico. Rev. Palaeobot. Palyno. 156: 494-506.

Castañeda-Posadas, C. & S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2007. *Swietenia* (Meliaceae) flower included in Miocene amber from Simojovel de Allende, Chiapas, Mexico. Am. J. Bot. 94: 1821-1827.

Castillo-Campos, G., P. Dávila-Aranda & J. A. Zavala-Hurtado. 2007. La selva baja caducifolia de una corriente de lava volcánica en el centro de Veracruz: lista florística de la flora vascular. Bol. Soc. Bot. Méx. 79: 43-70.

Cedano-Maldonado, M. & M. Harker. 2000. Listado florístico preliminar del volcán Ceboruco, Nayarit, México. Bol. Inst. Bot. (Guadalajara) 8: 137-168.

Cerros-Tlatilpa, R. & A. Espejo-Serna. 1998. Contribución al estudio florístico de los cerros El Sombrerito y Las Mariposas (Zoapapalotl) en el municipio de Tlayacapan, Morelos, México. Polibotánica 8: 29-46.

Cevallos-Ferriz, S. R. S. & J. Barajas-Morales. 1994. Fossil woods from the El Cien Formation in Baja California Sur: Leguminosae. IAWA J. 15: 229-245.

Cevallos-Ferriz, S. R. S. & E. A. González-Torres. 2005. Geological setting and phytodiversity in Mexico. In: Vega, F. J., T. G. Nyborg, M. del C. Perrilliat, M. Montellano-Ballesteros, S. R. Cevallos-Ferriz & S. A. Quiroz-Barroso (eds.). Studies on Mexican paleontology. Springer. Amsterdam, The Netherlands. pp. 1-18.

Cevallos-Ferriz, S. R. S. & J. L. Ramírez. 2004. Bosquejo de la evolución florística. In: García-Mendoza, A. J., M. J. Ordóñez & M. Briones-Salas (eds.). Biodiversidad de Oaxaca. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza & World Wildlife Fund. México, D.F., Mexico. pp. 87-104.

Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Universidad Nacional Autónoma de México and Agrupación Sierra Madre, A.C., México, D.F., Mexico. 847 pp.

Chaney, 1959. Miocene floras of the Columbia Plateau. Pt. 1. Composition and interpretation. Carnegie Inst. Washington Pub. 617. pp. 1-134.

Chiappy-Jhones, C., V. Rico-Gray, L. Gama & L. Giddings 2001. Floristic afinities between the Yucatán Peninsula and some karstic areas of Cuba. J. Biogeogr. 28: 535-542.

Corlett R. T. & R. B. Primack, 2006. Tropical rainforests and the need for cross-continental comparisons. Trends Ecol. Evol. 21: 104-110.

Correa-Metrio, A., M. B. Bush, D. A. Hodell, M. Brenner, J. Escobar & T. Guilderson. 2012. The influence of abrupt climate change on the ice-age vegetation of the Central American lowlands. J. Biogeogr. 39: 497-509.

Cox, B. 2001. The biogeographic regions reconsidered. J. Biogeogr. 28: 511-523.

Cox, A. V., A. M. Pridgeon, V. A. Albert & M. W. Chase. 1997. Phylogenetics of the slipper orchids (Cypripedioideae, Orchidadeae): nuclear rDNA ITS sequences. Plant Syst. Evol. 208: 197-223.

Cué-Bär, E. M., J. L. Villaseñor, J. J. Morrone & G. Ibarra-Manríquez. 2006. Identifying priority areas for conservation in Mexican tropical deciduous forest based on tree species. Interciencia 31: 712-719.

Danin, A. 1999. Sandstone outcrops: a major refugium of Mediterranean flora in the xeric part of Jordan. Isr. J. Plant Sci. 47: 179-187.

Dávila Aranda, P., J. L. Villaseñor Ríos, R. Medina Lemos, A. Ramírez Roa, A. Salinas Tovar, J. Sánchez-Ken & P. Tenorio Lezama. 1993. Listados florísticos de México X. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., Mexico. 195 pp.

Dick, C. W. & S. J. Wright. 2005. Tropical mountain cradles of dry forest diversity. P. Natl. Acad. Sci. USA 102: 10757-10758.

Diego-Pérez, N. 2000. Lagunas Playa Blanca, El Potosí, Salinas del Cuajo y zonas circundantes. In: Diego-Pérez, N. & R. Fonseca (eds.). Estudios florísticos de Guerrero No. 10. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., Mexico. 33 pp.

Diego-Pérez, N. & L. Lozada-Pérez. 1994. Laguna de Tres Palos. In: Diego-Pérez, N. & R. Fonseca (eds.). Estudios florísticos de Guerrero No. 3. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., Mexico. 29 pp.

Diego-Pérez, N., R. Oviedo, L. Lozada & R. M. Fonseca. 1996/97. Vegetación costera de lagunas y zonas inundables Cuba-Guerrero, México. Acta Bot. Hung. 40: 45-111.

Doyle, J. J. & M. A. Luckow. 2003. The rest of the iceberg. Legume diversity and evolution in a phylogenetic context. Plant Physiol. 131: 900-910.

Dunphy, B. K., P. G. Murphy & A. E. Lugo. 2000. The tendency for trees to be multiple-stemmed in tropical and subtropical dry forests: studies of Guanica forest, Puerto Rico. Trop. Ecol. 41: 161-167.

Durán, E., J. A. Meave, E. J. Lott & G. Segura. 2006. Structure and diversity patterns at landscape level in a Mexican tropical deciduous forest. Bol. Soc. Bot. Méx. 79: 43-60.

Durán, R. & I. Olmsted. 1987. Listado florístico de la reserva de Sian Ka'an. Amigos de Sian Ka'an. Puerto Morelos, Quintana Roo, Mexico. 71 pp.

Eden, M. J. 1974. Paleoclimatic influences and the development of savanna in southern Venezuela. J. Biogeogr. 1: 95-109.

Edwards, E. J. & M. J. Donoghue. 2006. *Pereskia* and the origin of the cactus life form. Am. Nat. 167: 777-793.
Eguiluz de Antuñano S., M. Aranda-García & R. Marrett. 2000. Tectónica de la Sierra Madre Oriental, México. Bol. Soc. Geol. Méx. 53: 1-26.
Ehrendorfer, F. 1962. Cytotaxonomische Beiträge zur Genese der Mitteleuropäischen Flora und Vegetation. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 75: 137-152.
Eiten, G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. Bot. Rev. 38: 201-341.
Eiten, G. 1997. Uso do termo savana. Port. Acta Biol. B 17: 189-263.
Fernández, R., C. Rodríguez, M. L. Arreguín & A. Rodríguez. 1998. Listado florístico de la Cuenca del Río Balsas, México. Polibotánica 9: 1-151.
Ferrari L., M. Valencia-Moreno & S. Bryan. 2005. Magmatismo y tectónica en la Sierra Madre Occidental y su relación con la evolución de la margen occidental de Norteamérica. Bol. Soc. Geol. Mex. 57: 343-378.
Ferrusquía-Villafranca, I. 1993. Geology of Mexico: a synopsis. In: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot & J. Fa (eds.). Biological diversity of Mexico: origins and distribution. Oxford University Press. New York, USA. pp. 3-107.
Fiaschi, P. & J. R. Pirani. 2009. Review of plant biogeographic studies in Brazil. J. Syst. Evol. 47: 477-496.
Fleischmann, K., S. Porembski, N. Biedinger & W. Barthlott. 1996. Inselbergs in the sea: vegetation of granite outcrops on the islands of Mahe, Praslin and Silhouette (Seychelles). Bull. Geobot. Inst. 62: 61-74.
Flores, J. S. 1992. Vegetación de las islas de la Península de Yucatán: florística y etnobotánica. Etnoflora Yucatanense 4: 1-94.
Fonseca, R. M. & L. Lozada-Pérez. 1993. Laguna de Coyuca. In: Diego-Pérez, N. & R. Fonseca (eds.). Estudios florísticos de Guerrero No. 1. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., Mexico. 23 pp.
Furley, P. 2006. Tropical savannas. Prog. Phys. Geog. 30: 105-121.
Gallardo, C. 1996. Parque Ecológico La Vainilla. In: Diego-Pérez, N. & R. Fonseca (eds.). Estudios florísticos de Guerrero No. 8. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., Mexico. 61 pp.
Gallardo-Cruz J. A., J. A. Meave, E. J. González, E. Lebrija-Trejos, M. A. Romero-Romero, E. A. Pérez-García, R. Gallardo-Cruz, J. L. Hernández-Stefanoni & C. Martorell. 2012. Predicting successional forest attributes from space: is the key hidden in image texture? PLoS One 7: e30506.
Gallardo-Cruz, J. A., J. A. Meave, E. A. Pérez-García & J. L. Hernández-Stefanoni. 2010. Spatial structure of plant communities in a complex tropical landscape: implications for β-diversity. Community Ecol. 11: 201-210.
Gallardo-Cruz, J. A., J. A. Meave & E. A. Pérez-García. 2005. Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. Bol. Soc. Bot. Méx. 76: 19-35.
Gallardo-Cruz, J. A., E. A. Pérez-García & J. A. Meave. 2009. β-diversity and vegetation structure as influenced by slope aspect and altitude in a seasonally dry tropical landscape. Landscape Ecol. 24: 473-482.
García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. 5a ed. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., Mexico. 90 pp.

García-Mendoza, A., P. Tenorio Lezama & J. Reyes Santiago. 1994. El endemismo en la flora fanerogámica de la Mixteca Alta, Oaxaca-Puebla, México. Acta Bot. Mex. 27: 53-73.

Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. Nature 405: 220-227.

Gentry, A. 1995. Diversity and floristic composition of Neotropical dry forests. In: Bullock, S. H., H. A. Mooney & E. Medina (eds.). Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press. Cambridge, UK. pp. 146-194.

Gillespie, T. W., A. Grijalva & C. N. Farris. 2000. Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. Plant Ecol. 147: 37-47.

Givnish, T. J., M. H. J. Barfuss, B. Van Ee, R. Riina, K. Schulte, R. Horres, P. A. Gonsiska, R. S. Jabaily, D. M. Crayn, J. A. C. Smith, K. Winter, G. K. Brown, T. M. Evans, B. K. Holst, H. Luther, W. Till, G. Zizka, P. E. Berry & K. J. Sytsma. 2011. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: insights from an eight-locus plastid phylogeny. Am. J. Bot. 98: 872-895.

Goldman, E. A. 1951. Biological investigations in Mexico. Smithsonian Misc. Coll. 115: 1-476.

González-Medrano, F. 1996. Algunos aspectos de la evolución de la vegetación de México. Bol. Soc. Bot. Méx. 58: 129-136.

González-Medrano, F. & F. Chiang. 1988. Diversidad florística y fitogeografía de las zonas áridas del centro y del sur de México. Simposio sobre diversidad biológica de México. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., Mexico. pp. 20-21.

González-Medrano, F. & G. Hernández Mejía. 1998. Las dolinas de Tamaulipas. Ciencias 50: 56-58.

Good-Avila, S. V., V. Souza, B. S. Gaut & L. E. Eguiarte. 2006. Timing and rate of speciation in *Agave* (Agavaceae). P. Natl. Acad. Sci. USA 103: 9124-9129.

Graham, A. 1993. Historical factors and the biological diversity of Mexico. In: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot & J. Fa (eds.). Biological diversity of Mexico: origins and distribution. Oxford University Press. New York, USA. pp. 109-127.

Graham, A. 2011 The age and diversification of terrestrial new world ecosystems through Cretaceous and Cenozoic time. Am. J. Botany 98: 336-351.

Groeger, A. & W. Barthlott. 1996. Biogeography and diversity of the inselberg (Laja) vegetation of southern Venezuela. Biodivers. Letters 3: 165-179.

Gual, M. 1995. Cañón del Zopilote (Área Venta Vieja). In: Diego-Pérez, N. & R. Fonseca (eds.). Estudios florísticos de Guerrero No. 6. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., Mexico. 39 pp.

Guindão Cruz R., P., M. A. Batalha, V. R. Pivello & S. T. Meirelles. 2002. Soil-vegetation relationships in cerrado (Brazilian savanna) and semideciduous forest, Southern Brazil. Plant Ecol. 160: 1-16.

Haffer, J. 1982. General aspects of the refuge theory. In: Prance, G. T. (ed.). Biological diversification in the tropics. Columbia University Press. New York, USA. pp. 6-24.

Hágsater, E., M. Á. Soto-Arenas, G. A. Salazar-Chávez, R. Jiménez, M. A. López-Rosas & R. L. Dressler. 2005. Las orquídeas de México. Instituto Chinoín. México, D.F., Mexico. 304 pp.

Hernández-Sandoval, L. 2001. *Beaucarnea sanctomariana* (Nolinaceae), a new micro-endemic species of ponytail palm from the Isthmus of Tehuantepec, Oaxaca, Mexico. Novon 11: 50-53.

Ibarra-Manríquez, G., J. L. Villaseñor & R. Durán. 1995. Riqueza de especies y endemismos del componente arbóreo de la Península de Yucatán, México. Bol. Soc. Bot. Méx. 57: 49-77.

Janzen, D. H. & R. Liesner. 1980. Annotated check-list of plants of lowland Guanacaste Province, Costa Rica, exclusive of grasses and non-vascular cryptogams. Brenesia 18: 15-90.

Jaramillo, C., M. J. Rueda & G. Mora. 2006. Cenozoic plant diversity in the Neotropics. Science 311: 1893-1896.

Kellman, M. 1984. Synergistic relationships between fire and low soil fertility in Neotropical savannas: a hypothesis. Biotropica 16: 158-160.

Kellman, M., R. Tackaberry, N. Brokaw & J. Meave. 1994. Tropical gallery forests. Res. Explor. 10: 92-103.

Lavin, M. 2006. Floristic and geographical stability of discontinuous seasonally dry tropical forest explains patterns of plant phylogeny and endemism. In: Pennington, R. T., G. P. Lewis & J. A. Ratter (eds.). Neotropical savannas and seasonally dry forests. Plant diversity, biogeography, and conservation. Taylor and Francis. Boca Raton, Florida, USA. pp. 433-47.

Lavin, M. & M. Luckow. 1993. Origins and relationships of tropical North America in the context of the boreotropics hypothesis. Am. J. Bot. 80: 1-14.

Lavin, M., M. F. Wojciechowski, P. Gasson, C. Hughes & E. Wheeler. 2003. Phylogeny of Robinioid Legumes (Fabaceae) revisited: *Coursetia* and *Gliricidia* recircumscribed, and a biogeographical appraisal of the Caribbean endemics. Syst. Bot. 28: 387-409.

Lebrija-Trejos, E. 2001. Análisis estructural de la vegetación ribereña en la región de Nizanda, Oaxaca, México. B.Sc. Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., Mexico. 133 pp.

Lebrija-Trejos, E. E., F. Bongers, E. A. Pérez-García & J. A. Meave. 2008. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forests following shifting agriculture. Biotropica 40: 422-431.

Lebrija-Trejos, E., E. A. Pérez-García, J. A. Meave, L. Poorter & F. Bongers. 2010. Pathways, mechanisms and variability of tropical dry forest succession. Perspect. Plant Ecol. 12: 267-275.

Lebrija-Trejos E., E. A. Pérez-García, J. A. Meave, L. Poorter & F. Bongers. 2011. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. J. Trop. Ecol. 27: 477-489.

López-Olmedo, L. I., J. A. Meave & E. A. Pérez-García. 2007. Floristic and structural contrasts between natural savannas and anthropogenic pastures in a tropical dry landscape. Rangeland J. 29: 181-190

López-Olmedo, L. I., E. A. Pérez-García & J. A. Meave. 2006. Estructura y composición florística de las sabanas de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec (Oaxaca), México. Acta Bot. Mex. 77: 41-67.

Lott, E. J. 1985. Listados florísticos de México III. La Estación de Biología Chamela, Jalisco. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., Mexico. 46 pp.

Lott, E. J. 1993. Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela Bay region, Jalisco, Mexico. Occas. Pap. Calif. Acad. Sci. 148: 1-60.

Lott, E. J. & T. H. Atkinson, 2002. Biodiversidad y fitogeografía de Chamela-Cuitxmala, Jalisco. In: Nogera, F. A., J. Vega & M. Quesada (eds.). Historia natural de Chamela. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., Mexico. pp. 83-97.

Lott, E. J. & T. H. Atkinson. 2006. Mexican and Central American seasonally dry tropical forests: Chamela-Cuixmala, Jalisco, as a focal point for comparison. In: Pennington, R. T., G. P. Lewis & J. A. Ratter (eds.). Neotropical savannas and seasonally dry forests. Plant diversity, biogeography, and conservation. Taylor and Francis. Boca Raton, Florida, USA. pp. 315-342.

Lott, E. J., S. H. Bullock & J. A. Solís Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests of coastal Jalisco. Biotropica 19: 228-235.

Lozada-Pérez, L. 1994. Laguna de Mitla. In: Diego-Pérez N. & R. Fonseca (eds.). Estudios florísticos de Guerrero No. 2. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., Mexico. 44 pp.

Maass, J. M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. In: Bullock, S. H., H. A. Mooney & E. Medina (eds.). Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press. Cambridge, UK. pp. 399-422.

Maass, J. M., P. Balvanera, A. Castillo, G. C. Daily, H. A. Mooney, P. Ehrlich, M. Quesada, A. Miranda, V. J. Jaramillo, F. García-Oliva, A. Martínez-Yrízar, H. Cotler, J. López-Blanco, A. Pérez-Jiménez, A. Búrquez, C. Tinoco, G. Ceballos, L. Barraza, R. Ayala & J. Sarukhán. 2005. Ecosystem services of tropical dry forests: insights from long-term ecological and social research on the Pacific Coast of Mexico. Ecol. Soc. 10: 17.

Maass J. M., A. Búrquez, I. Trejo, D. Valenzuela, M. A. González, M. Rodríguez & H. Arias. 2010. Amenazas. In: Ceballos, G., L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury Creel & R. Dirzo (eds.). Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México. Fondo de Cultura Económica, México, D.F., Mexico. pp. 321-346.

Magallón, S. & A. Castillo. 2009. Angiosperm diversification through time. Am. J. Bot. 96: 349-365.

Magallón, S. A. & M. J. Sanderson. 2005. Angiosperm divergence times: the effect of genes, codon, positions, and time constraints. Evolution 59: 1653-1670.

Maldonado, B. J. 1997. Aprovechamiento de los recursos florísticos de la Sierra de Huautla, Morelos, México. M.Sc. Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., Mexico. 149 pp.

Martínez, E. & C. Galindo-Leal. 2002. La vegetación de Calakmul, Campeche, México: Clasificación, descripción y distribución. Bol. Soc. Bot. Méx. 71: 7-32.

Martínez, E., M. Sousa & C. H. Ramos Álvarez. 2001. Listados florísticos de México XXII. Región de Calakmul, Campeche. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F., Mexico. 55 pp.

Martínez-Cabrera, H. I., S. R. S. Cevallos-Ferriz & I. Poole. 2006. Fossil woods from Early Miocene sediments of the El Cien Formation, Baja California Sur, Mexico. Rev. Palaeobot. Palyno. 138: 141-163.

Martínez-Gordillo, M. & J. J. Morrone. 2005. Patrones de endemismo y disyunción de los géneros de Euphorbiaceae sensu lato: un análisis panbiogeográfico. Bol. Soc. Bot. Méx. 77: 21-33.

Martínez-Hernández, E. & E. Ramírez-Arriaga. 1996. Paleocorología de angiospermas de la flora mexicana durante el Mesozoico y Terciario: algunas evidencias palinológicas. Bol. Soc. Bot. Méx. 58: 87-97.

Martínez-Yrízar, A., A. Búrquez & M. Maass. 2000. Structure and functioning of tropical deciduous forest in Western Mexico. In: Robichaux, R. H. & D. A. Yetman. The tropical deciduous forest of Alamos: biodiversity of a threatened ecosystem in Mexico. University of Arizona Press. Tucson, Arizona, USA. pp. 19-35.

Maza-Villalobos S., C. Lemus-Herrera & M. Martínez-Ramos. 2011. Successional trends in soil seed banks of abandoned pastures of a Neotropical dry region. J. Trop. Ecol. 27: 35-49.

Meave, J. A. 2001. El potencial de los bosques ribereños en sabanas tropicales como microrefugios ecológicos para plantas de selvas húmedas durante periodos áridos del Pleistoceno. In: Llorente-Bousquets, J. & J. J. Morrone (eds.). Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F., Mexico. pp. 137-140.

Meave, J. & M. Kellman. 1994. Maintenance of rain forest plant diversity in tropical riparian forest fragments: implications for species conservation during Pleistocene drought. J. Biogeogr. 21: 121-135.

Medina, E. 1995. Diversity of life forms of higher plants in Neotropical dry forests. In: Bullock, S. H., H. A. Mooney & E. Medina (eds.). Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press. Cambridge, UK. pp. 221-242.

Menaut, J. C., M. Lepage & L. Abbadie. 1995. Savannas, woodlands and dry forests in Africa. In: Bullock, S. H., H. A. Mooney & E. Medina (eds.). Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press. Cambridge, UK. pp. 64-92.

Meirelles, S. T., V. R. Pivello & C. A. Oly. 1999. The vegetation of granite rock outcrops in Rio de Janeiro, Brazil, and the need for its protection. Environ. Conserv. 26: 10-20.

Miles, L., A. C. Newton, R. S. DeFries, C. Ravilious, I. May, S. Blyth, V. Kapos & J. E. Gordon. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. J. Biogeogr. 33: 491-505.

Miller P. M. 1999. Effects of deforestation on seed banks in a tropical deciduous forest of eastern Mexico. J. Trop. Ecol. 15: 179-188.

Miranda, F. 1998. La vegetación de Chiapas. 3a. ed. Consejo Estatal para la Cultura y las Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, Mexico. 596 pp.

Miranda, F. & E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación en México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. Méx. 28: 29-179.

Mooney H. A., S. Bullock & E. Medina. 1995. Introduction. In: Bullock, S. H., H. A. Mooney & E. Medina (eds.). Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press. Cambridge, UK. pp. 1-8.

Morley, R. J. & C. W. Dick. 2003. Missing fossils, molecular clocks, and the origin of the Melastomataceae. Am. J. Bot. 90: 1638-1644.

Morrone, J. J. 2002. Biogeographical regions under track and cladistic scrutiny. J. Biogeogr. 29: 149-152.

Padilla-Velarde, E., R. Cuevas-Guzmán, G. Ibarra-Manríquez & S. Moreno-Gómez. 2006. Riqueza y biogeografía de la flora arbórea del estado de Colima, México. Rev. Mex. Biodivers. 77: 271-295.

Palvetic, Z. & I. Trinajstic. 1997. Rocky plant vegetation of the ass. Campanulo-Centaureetum dalmaticae H-ic (1934) 1939 (Centaureo-Campanulion H-ic) (1934) on the Island of Cres (Croatia). Period. Biol. 99: 441-443.

Pennington, R. T., M. Lavin, D. E. Prado, C. A. Pendry, S. K. Pell & C. A. Butterworth. 2004. Historical climate change and speciation: Neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. Philos. T. Roy. Soc. B. 359: 515-537.

Pennington, R. T., G. P. Lewis & J. A. Ratter. 2006a. An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of Neotropical of dry forest. In: Pennington, R. T., G. P. Lewis & J. A. Ratter (eds.). Neotropical savannas and seasonally dry forests. Plant diversity, biogeography, and conservation. Taylor and Francis. Boca Raton, Florida, USA. pp. 1-29.

Pennington, R. T., D. E. Prado & C. A. Pendry. 2000. Neotropical seasonally dry forest and Quaternary vegetation changes. J. Biogeogr. 27: 261-273.

Pennington, R. T., J. E. Richardson & M. Lavin. 2006b. Insights into the historical construction of species-rich biomes from dated plant phylogenies, neutral ecological theory and phylogenetic community structure. New Phytol. 172: 605-616.

Pennington, T. D. & J. Sarukhán. 1998. Manual para la identificación de los principales árboles tropicales de México. 2a ed. Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., Mexico. 523 pp.

Peralta, S. 1995. Cañón del Zopilote (Área Papalotepec). In: Diego-Pérez, N. & R. Fonseca (eds.). Estudios florísticos de Guerrero No. 5. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 37 pp.

Peralta-Gómez, S., N. Diego-Pérez & M. Gual-Díaz. 2000. Listados florísticos de México XIX. La Costa Grande de Guerrero. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 44 pp.

Pérez-García, E. A. & J. A. Meave. 2004. Heterogeneity of xerophytic vegetation of limestone outcrops in a tropical deciduous forest region. Plant Ecol. 175: 147-163.

Pérez-García, E. A. & J. A. Meave. 2006. Coexistence and divergence of tropical dry forests and savannas in southern Mexico. J. Biogeogr. 33: 438-447.

Pérez-García, E. A., J. Meave & C. Gallardo. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. Acta Bot. Mex. 56: 19-88.

Pérez-García, E. A., J. A. Meave & J. A. Gallardo-Cruz. 2005. Diversidad β y diferenciación florística en un paisaje complejo del trópico estacionalmente seco del sur de México. In: Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff & A. Melic (eds.). Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma. Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza, Spain. pp. 123-142.

Pérez-García, E. A., J. A. Meave, J. L. Villaseñor, J. A. Gallardo-Cruz & E. E. Lebrija-Trejos. 2010. Vegetation heterogeneity and life-strategy diversity in the flora of the heterogeneous landscape of Nizanda, Oaxaca, Mexico. Folia Geobot. 45: 143-161.

Pineda-García, F., L. Arredondo-Amezcua & G. Ibarra-Manríquez. 2007. Riqueza y diversidad de especies leñosas del bosque tropical caducifolio El Tarimo, Cuenca del Balsas, Guerrero. Rev. Mex. Biodivers. 78: 129-139.

Porembski, S. 1996. Notes on the vegetation of inselbergs of Malawi. Flora (Jena) 191: 1-8.

Porembski, S., W. Barthlott, S. Doerrstock & N. Biedinger. 1994. Vegetation of rock outcrops in Guinea: granite inselberg, sandstone table mountain and ferricretes - remarks on species number and endemism. Flora (Jena) 189: 315-326.

Porembski, S., G. Brown & W. Barthlott. 1995. An inverted latitudinal gradient of plant diversity in shallow depression on Ivorian inselbergs. Vegetatio 117: 151-163.

Porembski, S., G. Martinelli, R. Ohlemueller & W. Barthlott. 1998. Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergs in the Brazilian Atlantic rainforest. Divers. Distrib. 4: 107-119.

Porembski, S., R. Seine & W. Barthlott. 1997. Inselberg vegetation and the biodiversity of granite outcrops. J. Roy. Soc. West. Aust. 52: 503-522.

Porembski, S., J. Szarzynski, J. P. Mund & W. Barthlott. 1996. Biodiversity and vegetation of small-sized inselbergs in a West African rain forest (Taï, Ivory Coast). J. Biogeogr. 23: 47-55.

Puig, H. 1972. La sabana de Huimanguillo, Tabasco, México. Memorias de Symposia del I Congreso Latinoamericano & V Mexicano de Botánica. México, D.F., Mexico. pp. 389-411.

Ramírez, J. L. & S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2002. A diverse assemblage of Anacardiaceae from Oligocene sediments, Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico. Am. J. Bot. 89: 535-545.

Raven, P. H. 1975. Sumary of the biogeographical symposium. Ann. Mo. Bot. Gard. 62: 380-385.

Renner, S. S., G. Clausing & K. Meyer. 2001. Historical biogeography of Melastomataceae: the roles of Tertiary migration and long-distance dispersal. Am. J. Bot. 88: 1290-1300.

Reyes-García, A. & M. Sousa. 1997. Listados florísticos de México XVII. Depresión Central de Chiapas. La selva baja caducifolia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. Mexico. 47 pp.

Rico-Gray, V. & J. G. García-Franco. 1992. Vegetation and soil seed bank of successional stages in tropical lowland deciduous forest. J. Veg. Sci. 3: 617-624.

Romero-Duque, L. P., V. J. Jaramillo & L. A. Pérez-Jiménez. 2007. Structure and diversity of secondary tropical dry forests in Mexico, differing in their prior land-use history. Forest Ecol. Manag. 253: 38-47.

Rundel, P. W. & K. Boonpragob. 1995. Dry forests ecosystem of Thailand. In: Bullock, S. H., H. A. Mooney & E. Medina (eds.). Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press. Cambridge, UK. pp. 93-123.

Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel (Distrito Federal, México). An. Esc. Nac. Cien. Biol. 8: 59-129.

Rzedowski, J. 1962. Contribuciones a la fitogeografía florística e histórica de México I. Algunas consideraciones acerca del elemento endémico en la flora mexicana. Bol. Soc. Bot. Méx. 27: 52-65.

Rzedowski, J. 1970. Geographical relationships of the flora of Mexican dry regions. In: Graham, A. (ed.). Vegetation and vegetational history of northern Latin America. Elsevier. Amsterdam, The Netherlands. pp. 61-72.

Rzedowski, J. 1975. An ecological and phytogeographical analysis of the grasslands of Mexico. Taxon 24:67-80.

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, D.F., Mexico. 432 pp.

Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Acta Bot. Mex. 14: 3-21.

Rzedowski J. & G. Calderón. 1987. El bosque tropical caducifolio de la región de mexicana del Bajío. Trace 12: 12-21.

Rzedowski, J. & R. Palacios-Chávez. 1977. El bosque de *Engelhardtia* (*Oreommunea*) *mexicana* en la región de la Chinantla (Oaxaca, México). Una reliquia del Cenozoico. Bol. Soc. Bot. Méx. 36: 93-127.

Salas-Morales, S. H. 2002. Relación entre la heterogeneidad ambiental y la variabilidad estructural de las selvas tropicales secas de la costa de Oaxaca, México. M.Sc. Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 101 pp.

Salas-Morales, S. H. & M. A. Casariego-Madorell. 2010. Zimatán, Oaxaca. In: Ceballos, G., L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury & R. Dirzo (eds.). Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México. Fondo de Cultura Económica, México, D.F., Mexico. pp. 527-531.

Salas-Morales, S. H., A. Saynes-Vásquez & L. Schibli. 2003. Flora de la costa de Oaxaca, México: región de Zimatán. Bol. Soc. Bot. Méx. 72: 21-58.

Salas-Morales, S. H., L. Schibli, A. Nava-Zafra & A. Saynes-Vásquez. 2007. Flora de la costa de Oaxaca, México (2): Lista florística comentada del Parque Nacional Huatulco. Bol. Soc. Bot. Méx. 81: 101-130.

Sánchez-Mejía, Z. M., L. Serrano-Grijalva, O. Peñuelas-Rubio, E. R. Pérez-Ruiz, E. Sequeiros-Ruvalcaba & M. T. García-Calleja. 2007. Composición florística y estructura de la comunidad vegetal del límite norte del desierto de Sonora y la selva baja caducifolia (noroeste de México). Rev. Latinoam. Rec. Natur. 3: 74-83.

Santiago-Valentin, E. & R. G. Olmstead. 2004. Historical biogeography of Caribbean plants: introduction to current knowledge and possibilities from a phylogenetic perspective. Taxon 53: 299-319.

Scariot, A. & A. C. Sevilha. 2005. Biodiversidade, estrutura e conservação de florestas estacionais deciduais no cerrado. In: Scariot, A., J. M. Felfili & J. C. Sousa-Silva (eds.). Ecologia, biodiversidade e conservação do Cerrado. Ministério do Meio Ambiente. Brasilia, Brazil. 439 pp.

Schultheis, L. M. & B. G. Baldwin. 1999. Molecular phylogenetics of Fouquieriaceae: evidence from nuclear rDNA ITS studies. Am. J. Bot. 86: 578-589.

Silva, M. F. F., R. S. Secco & M. G. A. Lobo. 1996. Ecological aspects of the tropical scrub vegetation on rocky outcrops of the Serra dos Carajas, state of Para, Brazil. Acta Amaz. 26: 17-44.

Sims, H., P. S. Herendeen, R. Lupia, R. A. Christopher & P.R. Crane. 1999. Fossil flowers with Normapolles pollen from the Upper Cretaceous of southeastern North America. Rev. Palaeobot. Palyno. 106: 131-151.

Smedmark, J. E. E. & A. A. Anderberg. 2007. Boreotropical migration explains hybridization between geographically distant lineages in the pantropical clade Sideroxyleae (Sapotaceae). Am. J. Bot. 94: 1491-1505.

Soto, M. A. & G. A. Salazar. 2004. Orquídeas. In: García-Mendoza, A. J., M. J. Ordónez & M. Briones-Salas (eds.). Biodiversidad de Oaxaca. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza and World Wildlife Fund. México, D.F., Mexico. pp. 271-295.

Soto, M. A., G. A. Salazar & E. Hágsater. 1990. *Phragmipedium xerophyticum*, una nueva especie del sureste de México. Orquídea (Méx.) 12: 1-10.

Szarzynski, J. 2000. Xeric islands: environmental conditions on inselbergs. In: Porembski, S. & W. Barthlott (eds.). Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions. Ecological Studies Vol. 146. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg, Germany. pp. 37-48.

Téllez Valdés, O. & E. Cabrera Cano. 1987. Listados florísticos de México VI. Flórula de la Isla de Cozumel, Q. R. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., Mexico. 34 pp.

Téllez Valdés, O., G. Flores Franco, A. Martínez Rodríguez, R. E. González Flores, G. Segura Hernández, R. Ramírez Rodríguez, A. Domínguez Mariani & I. Calzada. 1995. Listados florísticos de México XII. Flora de la Reserva Ecológica Sierra de San Juan, Nayarit, México. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., Mexico. 50 pp.

Tiffney, B. H. 1985a. Perspectives on the origin of the floristic similarity between eastern Asia and eastern North America. J. Arnold Arboretum 66: 73-94.

Tiffney, B. H. 1985b. The Eocene north Atlantic land bridge: its importance in Tertiary and modern phytogeography of the Northern Hemisphere. J. Arnold Arboretum 66: 243-273.

Toledo Rizzini, C. 1997. Tratado de fitogeografia do Brasil. Âmbito Cultural Edições. 2a ed. Rio de Janeiro, Brazil. 747 pp.

Torres-Colín, L. M. 1989. Estudio florístico y descripción de la vegetación del cerro Guiengola, en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. B.Sc. Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México. Los Reyes Iztacala, Edo. de México, Mexico. 81 pp.

Torres-Colín, R. 2004. Tipos de vegetación. In: García-Mendoza, A. J., M. J. Ordónez & M. Briones-Salas (eds.). Biodiversidad de Oaxaca. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza and World Wildlife Fund. México, D.F., Mexico. pp. 105-117.

Torres-Colín, R., L. Torres-Colín, P. Dávila-Aranda, J. L. Villaseñor-Ríos. 1997. Listados florísticos de México XVI. Flora del Distrito de Tehuantepec, Oaxaca. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., Mexico. 68 pp.

Tovar-Romero, H. A. 2005. Morfología y distribución de las cactáceas en el paisaje complejo de Nizanda (Oaxaca), México. B.Sc. Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., Mexico. 44 pp.

Trejo, I. 1996. Características del medio físico de la selva baja caducifolia en México. Bol. Inst. Geog. Univ. N., Special Issue 4: 95-110.

Trejo, I. 1998. Distribución y diversidad de selvas bajas en México: relaciones con el clima y el suelo. Ph.D. Dissertation. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., Mexico. 206 pp.

Trejo, I. 2005. Análisis de la diversidad de la selva baja caducifolia en México. In: Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff & A. Melic (eds.). Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma. Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza, Spain. pp. 111-122.

Trejo, I. & R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry forest: a national and local analysis in Mexico. Biol. Conserv. 94: 133-142.

Trejo, I. & R. Dirzo. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. Biodivers. Conserv. 11: 2063-2084.

Trejo-Vázquez, I. 1999. El clima de la selva baja caducifolia en México. Invest. Geográf. 39: 40-52.

Valiente-Banuet, A. 1995. La ecología y los desiertos de México. Revista de la Universidad de México 536-537: 39-42.

Valiente-Banuet, A., F. González Medrano & D. Piñero. 1995. La vegetación selvática de la región de Gómez Farías, Tamaulipas, México. Acta Bot. Mex. 33: 1-36.

Van den Berg, C., W. E. Higgins, R. L. Dressler, W. M. Whitten, M. A. Soto Arenas, A. Culham & M. W. Chase. 2000. A phylogenetic analysis of Laeliinae (Orchidaceae) based on sequence data from internal transcribed spacers (ITS) of nuclear ribosomal DNA. Lindleyana 15: 96-114.

Van Devender, T. R. 2000. The deep history of the Sonoran Desert. In: Phillips, S. J. & P. Wentworth Comus. A natural history of the Sonoran Desert. Arizona-Sonora Desert Museum Press. Tucson, Arizona, USA. pp. 61-70.

Van Devender, T. R., A. C. Sanders, R. K. Wilson & S. A. Meyer. 2000. Vegetation, flora, and seasons of the Río Cuchujaqui, a tropical deciduous forest near Alamos, Sonora. In: Robichaux, R. H. & D. A. Yetman (eds.). The tropical deciduous forest of Alamos. biodiversity of a threatened ecosystem in Mexico. The University of Arizona Press. Tucson, USA. pp. 37-101.

Vargas, A. & A. Pérez. 1996. Cerro Chiletépetl y alrededores. In: Diego-Pérez, N. & R. Fonseca (eds.). Estudios florísticos de Guerrero No. 7. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., Mexico. 49 pp.

Vázquez, J. A., R. Cuevas, T. S. Cochrane, H. H. Iltis, F. J. Santana & L. Guzmán. 1995. Flora de Manantlán. Sida, Botanical Miscellany No. 13. Botanical Research Institute of Texas, Inc. Fort Worth, Texas, USA. 312 pp.

Vega-Aviña, R., H. Aguiar-Hernández, J. A. Gutiérrez-García & J. A. Hernández-Vizcarra. 2000. Endemismo regional presente en la flora del municipio de Culiacán, Sinaloa, México. Acta Bot. Mex. 53: 1-15.

Vega-Aviña, R., D. Benítez Pardo, L. M. Flores Campaña & F. M. Hernández Álvarez. 2001. Listados florísticos de México XXI. Vegetación y flora de la Isla de Pájaros e Isla de Lobos de la Bahía de Mazatlán, Sinaloa. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., Mexico. 19 pp.

Verduzco, C. & L. C. Rodríguez. 1995. El Rincón de la Vía. In: Diego-Pérez, N. & R. Fonseca (eds.). Estudios florísticos de Guerrero No. 4. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., Mexico. 43 pp.

Watson, D. M. & T. Peterson. 1999. Determinants of diversity in a naturally fragmented landscape: humid montane forest avifaunas of Mesoamerica. Ecography 22: 582-589.

Webb, S. D. & A. Rancy. 1996. Late Cenozoic evolution of the Neotropical mammal fauna. In: Jackson, J. B. C., A. F. Budd & A. G. Coates (eds.). Evolution and environment in tropical America. The University of Chicago Press. Chicago, USA. pp. 335-358.

Weeks, A., D. C. Daly & B. B. Simpson. 2005. The phylogenetic history and biogeography of the frankincenses and myrrh family (Burseraceae) based on nuclear and chloroplast sequence data. Mol. Phylogenet. Evol. 35: 85-101.

Wells, P. V. 1977. Post-glacial origin of the present Chihuahuan Desert less than 11,500 years ago. In: Wauer, R. H. & D. H. Riskind (eds.). Transactions of the symposium on the biological resources of the Chihuahuan Desert region, United States and Mexico. U.S. Department of the Interior, National Park Service Transactions and Proceedings Series, no. 3. Washington, D.C., USA. pp. 67-83.

Wendt, T. 1993. Composition, floristic affinities, and origins of the canopy tree flora of the Mexican Atlantic slope rain forests. In: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot & J. Fa (eds.). Biological diversity of Mexico: origins and distribution. Oxford University Press. New York, USA. pp. 595-680.

Williams, L. 1939. Árboles y arbustos del Istmo de Tehuantepec, México. Lilloa 4: 137-171.

Wolfe, J. A. 1975. Some aspects of plant geography of the Northern Hemisphere during the late Cretaceous and Tertiary. Ann. Mo. Bot. Gard. 62: 264-279.

Zamora-Crescencio, P. 2003. Contribución al estudio florístico y descripción de la vegetación del municipio de Tenabo, Campeche, México. Polibotánica 15: 1-40.

Zepeda, C. & E. Velázquez. 1999. El bosque tropical caducifolio de la vertiente sur de la Sierra de Nanchititla, Estado de México; la composición y la afinidad geográfica de su flora. Acta Bot. Mex. 46: 29-55.

Zizumbo, D. & P. Colunga. 1980. La utilización de los recursos naturales entre los Huaves de San Mateo del Mar, Oaxaca. B.Sc. Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., Mexico. 375 pp.

Recibido en abril de 2012.

Aceptado en junio de 2012.



Acta Botanica Mexicana 100: 195-257 (2012)

EL ENDEMISMO EN LAS LILIOPSIDA MEXICANAS

Adolfo Espejo Serna

Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa,
División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Departamento de Biología,
Apdo. postal 55-535, 09340, México, D.F., México.
aes@xanum.uam.mx

RESUMEN

Se presenta un listado actualizado de las Liliopsida endémicas de México. De las 4,542 especies silvestres que habitan en el territorio nacional, 2,010 son endémicas exclusivas y la cifra asciende a 2,764 si consideramos la ampliación de los límites a lo que Rzedowski denomina Megaméxico 3. Se incluyen datos relativos al número de taxa endémicos por familia, por género y por estado, así como otros análisis relativos a la representación del endemismo por forma biológica y algunos ejemplos de endemismo ecológico.

Palabras clave: endemismo, México, monocotiledóneas.

ABSTRACT

An updated cheklist of the Liliopsida endemic to Mexico is presented. Of the 4,542 species of native monocots that inhabit the national territory, 2,010 are strict endemics. The number increases to 2,764 if we consider the Rzedowski´s Megamexico 3 concept. Data about the number of endemic taxa by family, genera and state, and other analysis related to the endemic representation by life forms and some examples of ecological endemism are included.

Key words: endemism, Mexico, monocots.

Con entre 20,244 y 30,000 taxa de plantas vasculares (Toledo, 1988, 1994; Rzedowski, 1991a, 1993; Dirzo y Gómez, 1996; Magaña y Villaseñor, 2002; Villaseñor, 2003; Espejo-Serna et al., 2004a,b), México es el cuarto país con mayor fito-

diversidad del mundo (Mittermeier y Goettsch, 1992). Además de la mera cantidad, otra medida significativa de la riqueza e importancia vegetal de una región es el número de especies endémicas a la misma (Rzedowski, 1962, 1991b), ya que dicha cifra constituye por sí sola un índice preciso de la peculiaridad de la flora de una región determinada. Las especies endémicas resultan de gran interés desde el punto de vista florístico e indican condiciones especiales de suelo, clima, regiones de aislamiento ecológico, etc. Son especialmente útiles para la determinación de áreas de protección ambiental (Villaseñor, 1991) y para la delimitación de provincias florísticas. Rzedowski (1991a, 1991b) estimó que el porcentaje de especies de fanerógamas endémicas al país debía estar cercano a 52%, aunque señaló también la falta de un inventario depurado que permitiera contar con datos más precisos.

Por otra parte, cabe mencionar que existen pocos trabajos publicados relativos al endemismo de las monocotiledóneas para regiones o grupos taxonómicos específicos, entre los cuales podemos mencionar los de Rzedowski (1962, 1991b) a nivel nacional y los de García-Mendoza et al. (1994), Dávila et al. (2002), Méndez-Larios et al. (2004), Rodríguez-Jiménez et al. (2005), Villarreal-Quintanilla y Encina-Domínguez (2005) y Estrada-Castillón et al. (2010) a nivel regional. Actualmente contamos con diversos inventarios y catálogos que incluyen todas las especies de monocotiledóneas del país (Espejo y López-Ferrari, 2008;) o bien compilan los taxa de familias y o géneros completos pertenecientes a dicha clase de plantas (Hágsater y Salazar, 1990; Davidse et al., 1994; Vega Aviña et al., 2000; Hágsater y Soto, 2003, 2008; Espejo-Serna et al., 2004; Castillo-Campos et al., 2005; Dávila et al., 2006; Soto-Arenas et al., 2007; Diego y González, 2008; Téllez, 2008), condición que nos ha permitido hacer un estudio más detallado del elemento endémico de las Liliopsida mexicanas. El objetivo del presente documento es mostrar los resultados de dicho análisis.

Entre 1993 y 2000 publicamos el Listado de Referencia de las Monocotiledóneas Mexicanas (Espejo-Serna y López-Ferrari, 1993a, 1993b, 1994, 1995, 1996, 1997a, 1997b, 1998, 2000), el cual se planeó con el propósito de obtener un inventario completo, estandarizado y fidedigno de las especies de este grupo de angiospermas para México. Como resultado registramos para el país 4,029 especies (o 4,295 taxa incluyendo subespecies y variedades) nativas, agrupadas en 629 géneros y 53 familias (sensu Dahlgren et al., 1985). De entonces a la fecha, el conocimiento florístico y taxonómico de las monocotiledóneas ha avanzado de manera importante. Se han descrito nuevas especies (e. gr:. Croat, 1997; López-Ferrari et al., 1997; Starr, 1997; Castillo-Campos et al., 1998; Frame et al., 1999; Salazar, 1999; García-Mendoza, 2000; Finot et al., 2004; Rosen, 2009; Croat et al., 2010; Saarela et al., 2010; Sánchez-Ken, 2010; Kennedy y Ganders, 2011; Lascurain et al., 2011) o inclu-

so géneros (e. gr.: Zomlefer y Judd, 2002; Rodríguez y Ortiz-Catedral, 2003; Salazar y Ballesteros-Barrera, 2010), y se han recircunscrito algunas familias y géneros (e. gr.: Smith 1995; Andersson y Chase, 2001; Stevens, 2001 onwards; Thiede, 2001; Caddick et al., 2002; Flagg et al., 2010; The Plant List, 2012; Tropicos.org., consultada en febrero 2012; World Checklist of Selected Plant Families (WCSP, 2012). Además, el número de recolecciones y registros ha aumentando considerablemente (e. gr.: Rodríguez et al., 2003). De igual manera, como consecuencia de diversas revisiones taxonómicas, algunas de las cuales incluyen análisis moleculares y estudios de filogenia, la delimitación genérica en algunas familias ha sufrido cambios notables. Tal es el caso de las familias Orchidaceae, Poaceae y Cyperaceae (e. gr.: Tucker, 1994; Judziewicz et al., 2000; Peterson et al., 2001; Espejo-Serna, 2002; Soreng et al., 2003; Strong, 2003; Zuloaga et al., 2003; Barfuss et al., 2005; González-Elizondo et al., 2008; Reznicek y González Elizondo, 2008; Muthama Muasya et al., 2009; Soreng et al., 2009; Thomas et al., 2009; Ruiz-Sanchez et al., 2011; Salazar et al., 2011). Durante los últimos 10 años hemos continuado el incremento y la actualización de la base de datos de las monocotiledóneas mexicanas, capturando información geográfica y taxonómica procedente de ejemplares de herbario, así como de protólogos, diversas revisiones, monografías y floras.

De acuerdo con los datos con los que contamos actualmente, sabemos que en México prosperan 4,562 especies silvestres de Liliopsida (4,629 taxa, contando subespecies y variedades), agrupadas en 576 géneros y 46 familias (Apéndice 2). Este valor representa un incremento de 533 especies (334 taxa) en relación a las que reportamos en el listado de referencia (Espejo-Serna y López-Ferrari, 1993-2000).

Del total de especies nativas, 2,010 (2,071 taxa), 44.05% (44.73%) son endémicas al país (Apéndice 1). Sin embargo, si añadimos a este conteo los taxa que, si bien presentes en México, extienden su área de distribución allende el norte y/o sur de las fronteras del país, a las regiones que Rzedowski (1991b) incluye en el concepto de Megaméxico 3, el número de especies endémicas asciende a 2,764 (2,842 taxa), es decir a 60.58% (61.39%) (Apéndice 1).

Las familias con más de 100 especies endémicas en México (Cuadro 1) son Orchidaceae (46.31%), Bromeliaceae (72.5%), Poaceae (26.41%), Agavaceae (80.75%) y Cyperaceae (24.93%), y aquellas con más de 50% de sus especies endemitas en el país son Anthericaceae (84.61%), Hyacinthaceae (83.33%), Agavacae (80.75%), Nolinaceae (77.35%), Melanthiaceae (76.47%), Amaryllidaceae (76.54%), Bromeliaceae (72.5%), Iridaceae (69.72%), Dioscoreaceae (66.66%), Alliaceae (63.79%), Hypoxidaceae (60%), Eriocaulaceae (57.14%), Liliaceae (53.84%) y Commelinaceae (54.47%). Es notable que la gran mayoría de las familias con afinidad acuática o

Cuadro 1. Familias de Liliopsida con especies endémicas de México.

Familia	Núm. total de especies en México	Núm. de especies endémicas de México (%)	Familia	Núm. total de especies en México	Núm. de especies endémicas de México (%)
Orchidaceae	1263	585 (46.31)	Liliaceae	26	14 (53.84)
Bromeliaceae	400	290 (72.5)	Eriocaulaceae	21	12 (57.14)
Poaceae	1094	289 (26.41)	Smilacaceae	22	9 (40.9)
Agavaceae	239	193 (**80.75**)	Hypoxidaceae	10	6 (60)
Cyperaceae	413	103 (24.93)	Marantaceae	19	6 (31.57)
Iridaceae	109	76 (69.72)	Hyacinthaceae	6	5 (**83.33**)
Commelinaceae	123	67 (54.47)	Alismaceae	20	3 (15)
Amaryllidaceae	81	62 (**76.54**)	Convallariacae	12	3 (25)
Anthericacae	65	55 (**84.61**)	Alstroemeriaceae	5	2 (40)
Dioscoreaceae	75	50 (66.66)	Heliconiaceae	14	2 (14.28)
Araceae	127	45 (35.43)	Juncaceae	24	2 (8.33)
Nolinaceae	53	41 (**77.35**)	Costaceae	6	1 (16.66)
Arecaceae	95	40 (42.1)	Cyclanthaceae	6	1 (16.66)
Alliaceae	58	37 (63.79)	Triuridaceae	4	1 (25)
Melanthiaceae	34	26 (**76.47**)	Xyridaceae	4	1 (25)

subacuática (e. gr.: Mayacaceae, Juncaginaceae, Hydrocharitaceae, Potamogetonaceae, Typhaceae y Zosteraceae) no tengan siquiera una especie endémica. También es importante señalar que ninguna familia puede considerarse como endémica, ni de México ni de Megaméxico.

De los 576 géneros de monocotiledóneas presentes en el país, 284 (49.3%) cuentan con al menos un taxon endémico al mismo (Apéndice 2), mientras que 338 (58.68%) tienen representantes en Megaméxico 3. Por otra parte, 34 de los 576 géneros (5.9%) son totalmente endémicos de México (Cuadro 2) y aunque 21 (61.76%) de dichos taxa cuentan con un solo representante, destacan *Viridantha* y *Hemiphylacus* por presentar 7 y 5 especies respectivamente. Los géneros de Liliopsida presentes en el país que cuentan con más de 20 endemitas se enlistan en el Cuadro 3, son de notar *Tillandsia* y *Agave*, que superan los 100 taxa endémicos para México y *Hechtia*, *Echeandia*, *Muhlenbergia*, *Malaxis*, *Habenaria, Epidendrum*, *Carex* y *Dioscorea*, que cuentan con 50 o más. Sin embargo, los géneros con más de 90% de especies en-

Cuadro 2. Géneros de Liliopsida endémicos de México.

Géneros	Núm. de especies	Géneros	Núm. de especies
Viridantha	7	*Gibasoides*	1
Hemiphylacus	5	*Matudanthus*	1
Dandya	4	*Karinia*	1
Galeoglossum	4	*Ainea*	1
Svenkoeltzia	4	*Fosteria*	1
Thyrsanthemum	3	*Alamania*	1
Cypringlea	3	*Artorima*	1
Physogyne	3	*Hintonella*	1
Bessera	2	*Mexipedium*	1
Ursulaea	2	*Microepidendrum*	1
Colima	2	*Papperitzia*	1
Calibanus	2	*Buchlomimus*	1
Hagsatera	2	*Cyclostachya*	1
Prochnyanthes	1	*Griffithsochloa*	1
Diphalangium	1	*Reederochloa*	1
Jaimehintonia	1	*Schaffnerella*	1
Petronymphe	1	*Sohnsia*	1

démicas son *Hymenocallis*, *Hechtia*, *Polianthes*, *Deiregyne*, *Schoenocaulon* y *Milla* (Cuadro 4). Solo *Hechtia* es endémico de Megaméxico 3.

Si analizamos la distribución del endemismo considerando las formas biológicas presentes en las monocotiledóneas mexicanas (Cuadro 5), es posible observar que la mayor proporción de especies endemitas se encuentra en las geófitas (26.41%) seguidas por las epífitas (25.87%), las hierbas (22.13%) y las rosulifolias (14.72%). En el 10.87% restante se agrupan las demás formas de vida: arborescentes, trepadoras, acuáticas y saprófitas. Si ampliamos el análisis abarcando a Megaméxico 3 podemos observar que, en términos generales, las proporciones se mantienen (Cuadro 5), aunque es posible notar un incremento en el numero de epífitas y hierbas y un decremento en el de las las geófitas y las hierbas arrosetadas, lo cual es el resultado de la presencia de ambientes más cálidos y húmedos en la región centroamericana.

Del total de especies epífitas presentes en México, ca. 73.5% (Espejo et al., en prep.) pertenecen a las Liliopsida, ocupando las orquídeas el primer lugar con 844 taxa, seguidas de lejos por las bromeliáceas con 225 y por las aráceas con 65.

Cuadro 3. Géneros de Liliopsida con más de 20 especies endémicas de México.

Género	Núm. total de especies en México	Núm. de especies endémicas de México (%)	Género	Núm. total de especies en México	Núm. de especies endémicas de México (%)
Tillandsia	232	172 (74.13)	*Tigridia*	36	31 (86.11)
Agave	128	113 (88.28)	*Anthurium*	45	29 (64.44)
Hechtia	58	55 (94.82)	*Sisyrinchium*	44	28 (63.63)
Echeandia	65	55 (84.61)	*Manfreda*	31	25 (80.64)
Muhlenbergia	117	54 (46.15)	*Encyclia*	42	25 (59.52)
Malaxis	68	52 (76.47)	*Tradescantia*	43	25 (58.13)
Habenaria	75	51 (68)	*Schoenocaulon*	25	23 (92)
Epidendrum	123	51 (41.46)	*Prosthechea*	46	24 (52.17)
Carex	124	51 (41.12)	*Oncidium*	37	23 (62.16)
Dioscorea	75	50 (66.66)	*Stelis*	59	23 (38.98)
Lepanthes	63	45 (71.42)	*Zephyranthes*	34	22 (64.7)
Pitcairnia	47	38 (80.85)	*Chamaedorea*	46	20 (43.47)
Hymenocallis	32	31 (96.87)			

En consecuencia no resulta sorprendente observar que entre las monocotiledóneas con mayor número de representantes endémicos sobresalen *Tillandsia*, *Epidendrum*, *Lepanthes*, *Anthurium*, *Encyclia*, *Prosthechea*, *Oncidium* y *Stelis* (Cuadro 3), géneros que agrupan elementos mayormente epífitos.

Cientocuatro especies (5.17%) de las monocotiledóneas endémicas de México son arborescentes (Cuadro 5). La gran mayoría pertenece a las familias Arecaceae, Nolinaceae y Agavaceae, y si bien su representación numérica es baja, sus poblaciones son muy abundates y constituyen elementos fundamentales en palmares, izotales y diversos tipos de matorrales xerófilos (Rzedowski, 1978). Es el caso de especies como *Beaucarnea gracilis* Lem., *Brahea dulcis* (Kunth) Mart., *Cryosophila nana* (Kunth) Salomon, *Nolina parviflora* (Kunth) Hemsl., *Sabal mexicana* Mart., *S. pumos* (Kunth) Burret, *Yucca filifera* Chabuad, *Y. decipiens* Trel., *Y. periculosa* Baker y *Y. valida* Brandegee, entre otras.

Algo semejante sucede en el caso de las hierbas perennes arrosetadas, las cuales forman parte importante de diversos matorrales rosetófilos, como por ejemplo *Hechtia glomerata* Zucc., *H. confusa* L.B. Sm., *H. chichinautzensis* Mart.-Co-

Cuadro 4. Géneros de Liliopsida con mayor proporción de especies endémicas de México.

Género	Núm. total de especies en México	Núm. de especies endémicas de México (%)	Género	Núm. total de especies en México	Núm. de especies endémicas de México (%)
Hymenocallis	32	31 (**96.9**)	*Dasylirion*	21	17 (81)
Hechtia	58	55 (**94.8**)	*Pitcairnia*	47	38 (80.9)
Polianthes	17	16 (**94.1**)	*Manfreda*	31	25 (80.6)
Deiregyne	14	13 (**92.9**)	*Barkeria*	15	12 (80)
Schoenocaulon	25	23 (**92**)	*Clowesia*	5	4 (80)
Milla	10	9 (**90**)	*Triniochloa*	5	4 (80)
Agave	128	113 (88.3)	*Tristachya*	5	4 (80)
Habranthus	8	7 (87.5)	*Gibasis*	14	11 (78.6)
Otatea	8	7 (87.5)	*Malaxis*	68	52 (76.5)
Tigridia	36	31 (86.1)	*Mormodes*	17	13 (76.5)
Brahea	14	12 (85.7)	*Schiedeella*	12	9 (75)
Hesperaloe	7	6 (85.7)	*Beschorneria*	8	6 (75)
Echeandia	65	55 (84.6)	*Beaucarnea*	8	6 (75)
Laelia	11	9 (81.8)	*Zeugites*	8	6 (75)

rrea, Espejo & López-Ferr., *H. stenopetala* Klotzsch, *H. tehuacana* B. L. Rob., *H. zamudioi* Espejo, López-Ferr. & I. Ramírez, *Agave horrida* Jacobi, *A. lechugilla* Torr., etc. Otras especies son los constituyentes casi exclusivos de la vegetación rupícola que habita riscos, acantilados, cañones y peñascos como es el caso de *Hechtia tillandsioides* (André) L.B. Sm., *H. nuusaviorum* Espejo & López-Ferr., *Tillandsia grandis* Schltdl., *T. atroviolacea* Ehlers & Koide, *T. rhodocephala* Ehlers & Koide, *T. escahuascensis* Espejo, López-Ferr., Ceja & A. Mend., *Viridantha mauryana* (L.B. Sm.) Espejo, *Agave dasylirioides* Jacobi & C. D. Bouché, *A. wendtii* Cházaro, *A. pendula* Schnittsp. y *A. chazaroi* Váquez & O. M. Valencia.

Es interesante notar que en las Liliopsida endémicas de México la representación de especies acuáticas, subacuáticas (1.74%) y saprófitas (0.49%), al contrario de lo señalado por Rzedowski para la totalidad de las fanerógamas (1991b), es muy escasa, ya que en total alcanza apenas 2.23% (Cuadro 5).

En relación con los tipos de endemismo determinados por condiciones ecológicas, si bien no tenemos datos completos, cabe mencionar la preferencia de al-

Cuadro 5. Distribución del endemismo de Liliopsida en México de acuerdo con sus formas biológicas.

Forma de vida	Endémicas de México	Endémicas de Megaméxico 3
Arborescentes (A)	104 (5.17%)	159 (5.75%)
Epífitas (E)	520 (25.87%)	773 (27.96%)
Geófitas (G)	531 (26.41%)	651 (23.55%)
Hierbas (H)	445 (22.13%)	679 (24.56%)
Hierbas rosulifolias (HA)	296 (14.72%)	347 (12.55%)
Acuáticas y subacuáticas (ASA)	35 (1.74%)	46 (1.66%)
Saprófitas (SAP)	10 (0.49%)	16 (0.57%)
Trepadoras (T)	69 (3.43%)	93 (3.36%)
TOTAL	2010 (100%)	2764 (100%)

gunas especies por suelos yesosos. A manera de ejemplo es posible citar a *Agave gypsophila* Gentry, *Aristida gypsophila* Beetle, *Calochortus mendozae* Espejo, López-Ferr. et Ceja, *Chondrosum chasei* (Swallen) Clayton, *Gibasis gypsophila* B. L. Turner, *Jaimehintonia gypsophila* B. L. Turner, *Muhlenbergia gypsophila* Reeder et C. Reeder, *Sisyrinchium zamudioi* Espejo, López-Ferr. et Ceja, *Sporobolus nealleyi* Vasey y *Tradescantia gypsophila* B. L. Turner. Asimismo podemos decir que varios taxa de Poaceae prefieren suelos salinos. Entre ellos se encuentran *Muhlenbergia villiflora* Hitchc., *Reederochloa eludens* Soderstr. et H.F. Decker y *Sporobolus spiciformis* Swallen por mencionar solo unos cuantos.

Las familias Agavaceae y Nolinaceae, así como los géneros *Hechtia* y *Hemiphylacus* presentan elevados niveles de endemismo en las zonas áridas del país, constituyendo, como ya se mencionó, parte fundamental de comunidades vegetales como izotales y/o matorrales rosetófilos diversos (Rzedowski, 1978) en las cuales son los representantes fisonómicamente predominantes. Asimismo, las familias Orchidaceae, Bromeliaceae y Araceae aportan a los bosques mesófilos y en menor medida a los bosques tropicales un buen contingente de especies epífitas endémicas.

En lo que toca a la distribución geográfica, podemos decir que casi todos los estados del país cuentan con especies endémicas, aunque Oaxaca y Chiapas (Cuadro 6) son los que tienen el mayor número, ya sean exclusivas o compartidas con otras entidades federativas adyacentes. Solo Tlaxcala y el Distrito Federal no presentan endemitas exclusivos en su territorio.

Cuadro 6. Especies de Liliopsida endémicas por estado.

Estado	Núm. de endémicas exclusivas por estado	Núm. de endémicas por estado	Exclusividad (%)
Oaxaca	193	952	20.27
Jalisco	118	680	17.35
Chiapas	102	766	13.31
Guerrero	81	535	15.14
Veracruz	55	499	11.02
Estado de México	39	429	9.09
Durango	37	322	11.49
Michoacán	34	519	6.55
Nuevo León	30	205	14.63
San Luis Potosí	28	303	9.24
Baja California Sur	26	66	39.39
Baja California	23	42	40.47
Coahuila	20	206	9.7
Chihuahua	19	291	6.52
Morelos	18	315	5.71
Nayarit	18	298	6.04
Hidalgo	17	292	5.8
Sonora	17	184	9.23
Colima	16	153	10.45
Puebla	15	410	3.65
Tamaulipas	12	204	5.88
Sinaloa	9	178	5.05
Querétaro	8	148	5.4
Guanajuato	7	178	3.93
Quintana Roo	6	60	10
Zacatecas	4	142	2.81
Aguascalientes	4	115	3.47
Yucatán	3	52	5.76
Tabasco	2	79	2.53
Campeche	1	57	1.75
Distrito Federal	0	214	0
Tlaxcala	0	50	0

Por último, es conveniente señalar que de las 2,010 especies de Liliopsida endémicas al territorio nacional, 261 (12.98%) se encuentran enlistadas en alguna categoría de protección de la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT (Norma Oficial Mexicana, 2010) (Cuadro 7). *Furcraea macdougallii* Matuda, *Echinodorus virgatus* (Hook. et Arn.) Micheli y *Laelia gouldiana* Rchb.f., se consideran extintas en el medio silvestre. La gran mayoría de especies categorizadas bajo alguna forma de protección se concentran en tres familias: Orchidaceae, Arecaceae y Agavaceae, aunque las Bromeliaceae, Nolinaceae, Poaceae e Iridaceae también cuentan con un número importante de elementos amenazados (Cuadro 7).

Mora et al. (2011) estimaron que se han catalogado un total de 215,644 especies de plantas terrestres a nivel mundial y predijeron, mediante métodos estadísticos, que el total de las mismas en el planeta estará cercano a las 298,000 (+- 8,200). Es decir que, de acuerdo con dichos cálculos, quedarían por describir aproximadamente entre 74,156 y 90,556 especies de plantas terrestres (briofitas a angiospermas).

Cuadro 7. Número de especies de Liliopsida endémicas de México incluidas en la NOM-059-SEMARNAT-2010.

Familia	Amenazadas	Probablemente extinta en el medio silvestre	En peligro de extinción	Sujetas a protección especial	Total
Orchidaceae	42	1	14	60	117
Arecaceae	32	0	3	9	44
Agavaceae	13	1	3	22	39
Bromeliaceae	13	0	0	0	13
Nolinaceae	11	0	0	1	12
Poaceae	2	0	5	3	10
Iridaceae	2	0	0	7	9
Amaryllidaceae	3	0	2	0	5
Melanthiaceae	0	0	0	4	4
Alismaceae	1	1	0	0	2
Liliaceae	0	0	0	2	2
Alliacaee	0	0	1	0	1
Araceae	1	0	0	0	1
Pontederiaceae	0	0	1	0	1
Triuridaceae	0	0	0	1	1

Si consideramos que México alberga entre 10 y 11% de la riqueza vegetal del mundo (Espejo-Serna et al., 2004a,b, Magaña y Villaseñor, 2002), entonces restarían por describir para el país entre 7,415 y 9,055 taxa específicos, de los cuales entre 423 y 516 corresponderían a briofitas, entre 312 y 380 a pteridofitas, entre 47 y 57 a gimnospermas, entre 1,373 y 1,679 a monocotiledóneas y entre 5,260 y 6,423 a dicotiledóneas. En promedio nos faltarían por describir cerca de 8,235 especies de plantas terrestres, lo cual representa 30.79% de las 26,743 ya conocidas para México.

Las cifras anteriores parecen exageradas o cuando menos elevadas, sin embargo, es posible corroborarlas, revisando la página web de The Plant List (The Plant List, 2012). Allí se puede comprobar que en vez de las 215,644 especies encontradas por Mora et al. (2011), existen 289,900 especies reconocidas a nivel mundial y un número considerable (247,880) de nombres sin evaluar, de los cuales con seguridad una buena parte corresponderá a especies válidas. Si hacemos un ejercicio sencillo redondeando el número de especies aceptadas a 325,000 y consideramos que 10% de las mismas corresponde a México, entonces esperaríamos para el país un total cercano o mayor a los 32,500 taxa, número que supera las 30,000 que alguna vez estimó Toledo (1988).

En el Cuadro 8 se recopila la información relativa al número de especies descritas con material mexicano desde el 1 de enero de 2000 hasta la fecha (e. gr.: Espejo Serna et al., 2001; Espejo Serna et al., 2002; López-Ferrari y Espejo Serna, 2002; Carrillo-Reyes et al., 2003; Rodríguez y Ortiz-Catedral, 2003; Espejo Serna et al., 2005; Espejo-Serna et al., 2007; Hunt, 2007; Téllez Valdés y Geeta, 2007; Alvarado-Cárdenas y García-Mendoza, 2008; Castillejos-Cruz y Solano, 2008; Espejo et al., 2008; Hernández-Sandoval et al., 2008; López-Ferrari et al., 2009; Rodríguez, 2009; Rosen, 2009; Croat et al., 2010; García-Mendoza, 2010; Saarela et al., 2010; Sánchez-Ken, 2010; López-Ferrari et al., 2011; Solano y Ríos-Gómez, 2011; Webb

Cuadro 8. Especies de plantas vasculares que se han descrito con material procedente de México desde el 1 de enero del 2000 hasta la fecha.

Grupo	Especies	Familias / Géneros
Pteridofitas	43 (10 ssp.)	en 12 familias y 22 géneros
Gimnospermas	8 (2 ssp.)	en 3 familias y 4 géneros
Monocotiledóneas	244 (19 ssp.)	en 15 familias y 83 géneros
Dicotiledóneas	616 (103 ssp.)	en 75 familias y 248 géneros
TOTAL	911 (134 ssp.) 1045 taxa	en 108 familias y 355 géneros

y Salazar-Ceseña, 2011). En dicho período de tiempo se han dado a conocer 911 especies (más 134 subespecies y variedades) nuevas de plantas vasculares, repartidas, como se muestra en el Cuadro 8, en un promedio de 76 taxa por año. En lo que toca a las Liliopsida, han sido descritas 244 especies (más 19 subespecies y/o variedades) (Cuadro 9), es decir, cerca de 20 por año. Seguramente las exploraciones botánicas a regiones poco conocidas del país darán como resultado el hallazgo y la descripción de numerosas nuevas especies que serán, al menos en su mayoría, especies endémicas. Si seguimos al mismo ritmo y considerando que aún restan por describir cerca de 8,235 especies de plantas terrestres, entonces tomará 108 años terminar la descripción de los taxa faltantes de la flora nativa de México.

Sin embargo, existen diversos factores que tenemos que considerar en estos cálculos, como son entre otros, el bajo número de taxónomos con el que contamos, el costo que representa la descripción de cada especie nueva y los fondos disponibles para hacerlo, la dificultad de acceso a las regiones que quedan por explorar, los factores socioeconómicos y políticos de las regiones por estudiar, las políticas nacionales educativas y de investigación que con frecuencia subestiman la importancia del trabajo florístico y el apoyo a las colecciones científicas, etc. Debemos tomar en cuenta también, que las tasas de exterminio, de especies y de biomas completos, superan con mucho a las de descripción de las mismas. Es también importante señalar en este momento, que la gran mayoría de los taxa que se describirán en los próximos años, presentan con seguridad algún grado de rareza: o sus poblaciones son escasas y/o muy localizadas o bien son especies microendémicas, lo cual hace la tarea más importante pero más difícil.

Cuadro 9. Número de especies y de taxa subespecíficos de Liliopsida descritos con material procedente de México desde el 1 enero de 2000 hasta la fecha.

Familia	Especies	Taxa	Familia	Especies	Taxa
Agavaceae	18	5	Iridaceae	10	
Amaryllidaceae	7		Liliaceae	1	
Araceae	1		Marantaceae	3	
Bromeliaceae	53	4	Melanthiaceae	1	
Commelinaceae	4		Nolinaceae	5	
Cyperaceae	8		Orchidaceae	110	9
Dioscoreaceae	1		Poaceae	21	1
Hypoxidaceae	1				
			TOTAL	244	19

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer al doctor Jerzy Rzedowski por la amable invitación que me hizo para publicar el presente trabajo en el número 100 de la revista *Acta Botanica Mexicana*, así como por la revisión crítica del trabajo. Deseo también expresar mi más sincera gratitud a la maestra Ana Rosa López-Ferrari quien, como siempre, aportó sus valiosas sugerencias y revisó cuidadosamente la versión final del manuscrito. A los curadores y/o personal de los siguientes herbarios A, AMES, AMO, BM, BR, CAS, CH, CHAP, CHIP, CICY, CIIDIR, CODAGEM, ECON, EBUM, ENCB, FCME, GH, HAL, HEM, HUAA, HUMO, IBUG, IEB, IZTA, JBSD, K, LE, LL, MA, MEXU, MICH, MINN, MO, NY, OAX, P, QMEX, SEL, SERO, TEX, UAMIZ, US, XAL, VT, W y WU por las facilidades brindadas para consultar el material depositado en sus colecciones.

LITERATURA CITADA

Alvarado-Cárdenas, L. O. y A. García-Mendoza. 2008. Una especie nueva de *Habranthus* (Amaryllidaceae, Hippeastreae) para la flora del valle de Tehuacán-Cuicatlán. Novon 18: 283-286.

Andersson, L. y M. W. Chase. 2001. Phylogeny and classification of Marantaceae. Bot. J. Linnean Soc. 135: 275-287.

Barfuss M. H. J., R. Samuel, W. Till y T. F. Stuessy. 2005. Phylogenetic relationships in subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) based on DNA sequence data from seven plastid regions. Amer. J. Bot. 92: 337-351.

Caddick, L. R., P. Wilkin, P. J. Rudall, T. A. J. Hedderson y M. W. Chase 2002. Yams reclassified: a recircumscription of Dioscoreaceae and Dioscoreales. Taxon 51: 103-114.

Carrillo-Reyes, P., R. Vega Aviña y R. Ramírez-Delgadillo. 2003. *Agave rzedowskiana,* a new species in subgenus *Littaea* (Agavaceae) from western Mexico. Brittonia 55: 240-244.

Castillejos-Cruz, C. y E. Solano. 2008. *Manfreda bulbulifera* (Agavaceae), especie nueva de México. Acta Bot. Mex. 82: 67-73.

Castillo-Campos, G., A. P. Vovides y M. Vázquez Torres. 1998. Una nueva especie de *Stromanthe* (Marantaceae) de Veracruz, México. Polibotánica 8: 13-19.

Castillo-Campos, G., M. E. Medina Abreo, P. D. Dávila Aranda y J. A. Zavala Hurtado. 2005. Contribución al conocimiento del endemismo de la flora vascular en Veracruz, México. Acta Bot. Mex. 73: 19-57.

Croat, T. B. 1997. A revision of *Philodendron* subgenus *Philodendron* (Araceae) for Mexico and Central America. Ann. Missouri Bot. Gard. 84: 311-704.

Croat, T. B., T. Krömer y A. Acebey. 2010. *Monstera florescanoana* (Araceae), a new species from central Veracruz, Mexico. Rev. Mex. Biodiv. 81: 225-228.

Dahlgren, R. M. T., H. T. Clifford y P. F. Yeo. 1985. The families of the Monocotyledons. Springer Verlag. Berlín, Alemania. 520 pp.

Davidse, G., M. Sousa S. y A. O. Chater (eds.). 1994. Flora Mesoamericana. V. 6. Alismataceae a Cyperaceae. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Missouri Botanical Garden y The Natural History Museum (Londres). St. Louis, Missouri, USA. 543 pp.

Dávila, P., M. D. C. Arizmendi, A. Valiente-Banuet, J. L. Villaseñor, A. Casas y R. Lira. 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. Biodiv. Conserv. 11: 421-442.

Dávila, P., M. T. Mejía-Saules, M. Gómez-Sánchez, J. Valdés-Reyna, J. J. Ortiz, C. Morín, J. Castrejón y A. Ocampo. 2006. Catálogo de las gramíneas de México. Universidad Nacional Autónoma de México - Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. 671 pp.

Diego, N. y S. González. 2008. Ciperáceas (Monocotiledóneas). In: Ocegueda, S. y J. Llorente-Bousquets (coords.). Capital natural de México. Catálogo taxonómico de especies de México. Vol. I. Conocimiento actual de la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. cd1.

Dirzo, R. y G. Gómez 1996. Ritmos temporales de la investigación taxonómica de plantas vasculares en México y una estimación del número de especies conocidas. Ann. Missouri Bot. Gard. 83: 396-403.

Espejo-Serna, A. y A. R. López-Ferrari. 1993a. Las monocotiledóneas mexicanas, una sinopsis florística 1. Lista de referencia, parte I. Agavaceae, Alismaceae, Alliaceae, Alstroemeriaceae y Amaryllidaceae. Consejo Nacional de la Flora de México y Universidad Autónoma Metropolitana. México, D.F., México. 76 pp.

Espejo-Serna, A. y A. R. López-Ferrari. 1993b. Las monocotiledóneas mexicanas, una sinopsis florística 1. Lista de referencia, parte II. Anthericaceae, Araceae, Arecaceae, Asparagaceae Asphodelaceae y Asteliaceae. Consejo Nacional de la Flora de México, Universidad Autónoma Metropolitana y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. 70 pp.

Espejo-Serna, A. y A. R. López-Ferrari. 1994. Las monocotiledóneas mexicanas, una sinopsis florística 1. Lista de referencia, parte III. Bromeliaceae, Burmanniaceae, Calochortaceae y Cannaceae. Consejo Nacional de la Flora de México, Universidad Autónoma Metropolitana y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. 73 pp.

Espejo-Serna, A. y A. R. López-Ferrari. 1995. Las monocotiledóneas mexicanas, una sinopsis florística 1. Lista de referencia, parte IV. Commelinaceae, Convallariaceae, Costaceae, Cyclanthaceae y Cymodoceaceae. Consejo Nacional de la Flora de México, Universidad Autónoma Metropolitana y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. 49 pp.

Espejo-Serna, A. y A. R. López-Ferrari. 1996. Las monocotiledóneas mexicanas, una sinopsis florística 1. Lista de referencia, parte VI. Dioscoreaceae a Nolinaceae. Consejo Nacional de la Flora de México, Universidad Autónoma Metropolitana y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. 116 pp.

Espejo-Serna, A. y A. R. López-Ferrari. 1997a. Las monocotiledóneas mexicanas, una sinopsis florística 1. Lista de referencia, parte V. Cyperaceae. Consejo Nacional de la Flora de México, Universidad Autónoma Metropolitana y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. 98 pp.

Espejo-Serna, A. y A. R. López-Ferrari. 1997b. Las monocotiledóneas mexicanas, una sinopsis florística 1. Lista de referencia, parte VII. Orchidaceae I. Consejo Nacional de la Flora de México, Universidad Autónoma Metropolitana y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. 90 pp.

Espejo-Serna, A. y A. R. López-Ferrari. 1998. Las monocotiledóneas mexicanas, una sinopsis florística 1. Lista de referencia, parte VIII. Orchidaceae II. Consejo Nacional de la Flora de México, Universidad Autónoma Metropolitana y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. 115 pp.

Espejo-Serna, A. y A. R. López-Ferrari. 2000. Las monocotiledóneas mexicanas, una sinopsis florística 1. Lista de referencia, partes IX-XI. Pandanaceae a Zosteraceae. Consejo Nacional de la Flora de México, Universidad Autónoma Metropolitana y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. 337 pp.

Espejo Serna, A., A. R. López-Ferrari y J. Ceja Romero. 2001. Two new species of Mexican Iridaceae. Acta Bot. Mex. 55: 21-27.

Espejo-Serna, A. 2002. *Viridantha*, un género nuevo de Bromeliaceae (Tillandsioideae) endémico de México. Acta Bot. Mex. 60: 25-35.

Espejo Serna, A., A. R. López-Ferrari, R. Jiménez Machorro, L. Sánchez Saldaña y J. García Cruz. 2002. Dos especies nuevas de orquídeas del estado de Morelos, México. Acta Bot. Mex. 61: 27-33.

Espejo-Serna, A., A. R. López-Ferrari e I. Salgado Ugarte. 2004a. A current estimate of angiosperm diversity in Mexico. Taxon 53: 127-130.

Espejo-Serna, A., A. R. López-Ferrari, I. Ramírez-Morillo, B. K. Holst, H. E. Luther y W. Till. 2004b. Checklist of Mexican Bromeliaceae with notes on species distribution and levels of endemism. Selbyana 25: 33-86.

Espejo Serna, A., A. R. López-Ferrari y J. Ceja Romero. 2005. *Calochortus mendozae* (Calochortaceae), una nueva especie de San Luis Potosí, México. Novon 15: 279-281.

Espejo-Serna, A., A. R. López-Ferrari, I. Ramírez-Morillo y N. Martínez-Correa. 2007. Dos nuevas especies de *Hechtia* (Bromeliaceae) de México. Acta Bot. Mex. 78: 97-109.

Espejo, A. y A. R. López-Ferrari, 2008. Monocotiledóneas. In: Ocegueda, S. y J. Llorente-Bousquets (coords.). Capital natural de México, catálogo taxonómico de especies de México. Vol. I. Conocimiento actual de la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. cd1.

Espejo, A., A. R. López-Ferrari y W. Till. 2008. Dos nuevas especies de *Tillandsia* (Bromeliaceae) de México. Acta Bot. Mex. 85: 45-62.

Estrada-Castillón, E., L. Scott-Morales, J. Á. Villareal-Quintanilla, E. Jurado-Ybarra, M. Cotera-Correa, C. Cantú-Ayala y J. García-Pérez. 2010. Clasificación de los pastizales halófilos del noreste de México asociados con perrito de las praderas (*Cynomys mexicanus*): diversidad y endemismo de especies. Rev. Mex. Biodiv. 81: 401-416.

Finot, V. L., P. M. Peterson, R. J. Soreng y F. O. Zuloaga. 2004. A revision of *Tristeum*, *Peyritschia*, and *Sphenopholis* (Poaceae: Aveninae) in Mexico and Central America. Ann. Missouri Bot. Gard. 91: 1-30.

Flagg, R. O., G. L. Smith y A. W. Meerow. 2010. New combinations in *Habranthus* (Amaryllidaceae) in Mexico and Southwestern U.S.A. Novon 20: 33-34.

Frame, D., A. Espejo y A. R. López-Ferrari. 1999. A conspectus of Mexican Melanthiaceae including a description of new taxa of *Schoenocaulon* and *Zigadenus*. Acta Bot. Mex. 48: 27-50.

García Mendoza, A. 2000. Revisión taxonómica de las especies arborescentes de *Furcraea* (Agavaceae) en México y Guatemala. Bol. Soc. Bot. Méx. 66: 113-129.

García-Mendoza, A. J. 2010. Especie nueva de *Hymenocallis* (Amaryllidaceae) de Oaxaca y Puebla, México. Rev. Mex. Biodiv. 81: 625-628.

García Mendoza, A., P. Tenorio Lezama y J. Reyes Santiago. 1994. El endemismo en la flora fanerogámica de la Mixteca Alta, Oaxaca, Puebla, México. Acta Bot. Mex. 27: 53-73.

González Elizondo, M. S., M. González Elizondo, J. A. Tena Flores, I. L. López Enríquez, A. A. Reznicek y N. Diego-Pérez. 2008. Sinopsis de *Scirpus* s. l. (Cyperaceae) para México. Acta Bot. Mex. 82: 15-41.

Hágaster, E. y G. A. Salazar (eds.). 1990. Icones Orchidacearum. Fasc. 1. Orchids of Mexico. Part 1. Herbario AMO, México, D.F. http://www.herbarioamo.org/index_archivos/Page284.htm

Hágsater, E. y M. Soto (eds.). 2003. Icones Orchidacearum. Fasc. 5 y 6. Orchids of Mexico Parts 2 y 3. Herbario AMO, México, D.F. http://www.herbarioamo.org/index_archivos/Page284.htm

Hágsater, E. y M. Soto (eds.). 2008. Icones Orchidacearum. Fasc. 10. Orchids of Mexico Part 4. Herbario AMO. México, D.F. http://www.herbarioamo.org/index_archivos/Page284.htm

Hernández-Sandoval, L., R. Orellana y G. Carnevali. 2008. Two new species of *Manfreda* Salisb. (Agavaceae) from the Yucatán Península, Mexico. J. Torrey Bot. Soc. 135: 168-177.

Hunt, D. 2007. A new species of *Tradescantia* (Commelinaceae) from Mexico. Kew Bull. 62: 141-142.

Judziewicz, E. J., R. J. Soreng, G. Davidse, P. M. Peterson, T. S. Filgueiras y F. O. Zuloaga. 2000. Catalogue of New World grasses (Poaceae): I. Subfamilies Anomochlooideae, Bambusoideae, Ehrhartoideae, and Pharoideae. Contr. U.S. Natl. Herb. 39: 1-128.

Kennedy, H. y F. R. Ganders. 2011. *Calathea matudae* and *C. sousandradeana*, new species of Marantaceae from Mexico and Northern Central America. Novon 21: 58-65.

Lascurain, M., H. Oliva Rivera y S. Avendaño. 2011. *Calathea leonoriae* (Marantaceae), una nueva especie de Veracruz, México. Novon 21: 66-68.

Lopez-Ferrari, A. R., A. Espejo Serna y J. Ceja Romero 1997. Dos nuevas especies de *Commelina* (Commelinaceae) mexicanas. Acta Bot. Mex. 41: 9-16.

López-Ferrari, A. R. y A. Espejo Serna. 2002. *Tigridia potosina* (Iridaceae: Tigridieae) una nueva especie de la Sierra de Álvarez, San Luis Potosí, México. Acta Bot. Mex. 61: 35-40.

López-Ferrari, A. R., A. Espejo-Serna y J. Ceja-Romero. 2009. Tres nuevas especies de *Commelina* (Commelinaceae) del centro de México. Acta Bot. Mex. 87: 71-81.

López-Ferrari, A. R ., A. Espejo-Serna, J. Ceja-Romero y A. Mendoza-Ruiz. 2011. *Aechmea aenigmatica* (Bromeliaceae; Bromelioideae) una nueva especie del estado de Oaxaca, México. Acta Bot. Mex. 95: 1-9.

NORMA OFICIAL MEXICANA NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. 2010. DIARIO OFICIAL. Jueves 30 de diciembre de 2010 (segunda sección): 1-77.

Magaña, P. y J. L. Villaseñor. 2002. La flora de México ¿Se podrá conocer completamente? Ciencias 66: 24-26.

Méndez-Larios, I., E. Ortiz y J. L. Villaseñor. 2004. Las Magnoliophyta endémicas de la porción xerofítica de la provincia florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México. Ser. Bot. 75: 87-104.

Mittermeier, R. y C. Goettsch. 1992. La importancia de la diversidad biológica de México. In: Sarukhán, J. y R. Dirzo (comps.). México ante los retos de la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. pp. 43-55.

Mora, C., D. P. Tittensor, S. Adl, A. G. B. Simpson y B. Worm. 2011. How many species are there on Earth and in the Ocean? PloS Biology 9: 1-8.

Muthama Muasya, A., D. A. Simpson, G. A. Verboom, P. Goetghebeur, R. F. C. Naczi, M. W. Chase y E. Smets. 2009. Phylogeny of Cyperaceae based on DNA sequence data: Current progress and future prospects. Bot. Rev. 75: 2-21.

Peterson, P. M., R. J. Soreng, G. Davidse, T. S. Filgueiras, F. O. Zuloaga y E. J. Judziewicz. 2001. Catalogue of New World grasses (Poaceae): II. Subfamily Chloridoideae. Contr. U.S. Natl. Herb. 41: 1-255.

Reznicek, A. A. y M. S. González Elizondo. 2008. *Cypringlea* (Cyperaceae) revisited, a new combination and status. Acta Bot. Mex. 83: 13-23.

Rodríguez, A. 2009. *Manfreda parva* (Agavaceae), especie nueva del estado de Guerrero, México. Acta Bot. Mex. 88: 1-8.

Rodríguez, A. y L. Ortiz-Catedral. 2003. *Colima* (Tigridieae: Iridaceae), a new genus from Western Mexico and a new species *Colima tuitensis* from Jalisco. Acta Bot. Mex. 65: 51-60.

Rodríguez, A., L. Ortiz-Catedral y E. Heaton. 2003. Tres nuevas localidades de tigridias endémicas de México: *Tigridia bicolor*, *T. matudae* y *T. vanhouttei* ssp. *roldanii*. Acta Bot. Mex. 62: 1-8.

Rodríguez-Jiménez, C., R. Fernández-Nava, M. L. Arreguín-Sánchez y A. Rodríguez-Jiménez. 2005. Plantas vasculares endémicas de la cuenca del río Balsas, México. Polibotánica 20: 73-99.

Rosen, D. J. 2009. *Eleocharis gonzaleziae* (Cyperaceae), a new species from Northern Mexico. Novon 19: 511-514.

Ruiz-Sanchez, E., V. Sosa, M. T. Mejía-Saules, X. Londoño y L. G. Clark. 2011. A taxonomic revision of *Otatea* (Poaceae: Bambusoideae: Bambuseae) including four new species. Syst. Bot. 36: 314-336.

Rzedowski, J. 1962. Contribuciones a la fitogeografía florística e histórica de México. I. Algunas consideraciones acerca del elemento endémico en la flora mexicana. Bol. Soc. Bot. Méx. 27: 52-56.

Rzedowski, J. 1978. La vegetación de México. Limusa. México, D.F., México. 432 pp.
Rzedowski, J. 1991a. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Acta Bot. Mex. 14: 3-21.
Rzedowski, J. 1991b. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. Acta Bot. Mex. 15: 47-64.
Rzedowski, J. 1993. Diversity and origins of the phanerogamic flora of Mexico. In: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). Biological diversity of Mexico: Origins and distribution. Oxford Univ. Press, New York, USA. pp. 129-144.
Saarela, J. M., P. M. Peterson, S. González Elizondo y D. J. Rosen. 2010. *Eleocharis cryptica* (Cyperaceae), a dwarf new species from Durango, Mexico. Brittonia 62: 233-238.
Salazar, G. A. 1999. Novelties in Mexican Orchidaceae, mainly from the Uxpanapa-Chimalapa region, Veracruz and Oaxaca. Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México, ser. Bot. 70: 1-12.
Salazar, G. A. y C. Ballesteros-Barrera. 2010. *Sotoa*, a new genus of Spiranthinae (Orchidaceae) from Mexico and the southern United States. Lankesteriana 9: 491-504.
Salazar, G. A., L. I. Cabrera y C. Figueroa. 2011. Molecular phylogenetics, floral convergence and systematics of *Dichromanthus* and *Stenorrhynchos* (Orchidaceae: Spiranthinae). Bot. J. Linn. Soc. 167: 1-18.
Sánchez-Ken, J. G. 2010 *Hypoxis colliculata* (Hypoxidaceae), a new species from Mexico and a key to the American species with black seeds. Acta Bot. Mex. 92: 1-9.
Smith, S. G. 1995. New combinations in North American *Schoenoplectus*, *Bolboschoenus*, *Isolepis*, and *Trichophorum* (Cyperaceae). Novon 5: 97-102.
Solano, E. y R. Ríos-Gómez. 2011. *Polianthes zapopanensis* (Agavaceae), una especie nueva de Jalisco, México. Brittonia 63: 70-74.
Soreng, R. J., P. M. Peterson, G. Davidse, E. J. Judziewicz, F. O. Zuloaga, T. S. Filgueiras y O. Morrone. 2003. Catalogue of New World grasses (Poaceae): IV. Subfamily Pooideae. Contr. U.S. Natl. Herb. 48: 1-730.
Soreng, R. J., G. Davidse, P. M. Peterson, F. O. Zuloaga, E. J. Judziewicz, T. S. Filgueiras y O. Morrone. First published 13 January 2000. Data will be under continuous revision after this time. This page last revised 6 Jan. 2009. Catalogue of new world grasses (Poaceae). On line version: http://www.tropicos.org/Project/CNWG
Soto-Arenas, M. A., E. Hágsater, R. Jiménez Machorro, G. A. Salazar Chávez, R. Solano Gómez, R. Flores González e I. Ruiz Contreras. sin fecha (2007). Las orquídeas de México. Catálogo Digital. Interactive Multimedi CD, Win-Mac. Herbario AMO. Instituto Chinoín. México, D.F., México.
Starr, G. 1997. A revision of the genus *Hesperaloe* (Agavaceae). Madroño 44: 282-296.
Stevens, P. F. (2001 onwards). Angiosperm Phylogeny Website. Version 9, June 2008 [and more or less continuously updated since]. http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/. Page last updated: 03/22/2012 14:51:20
Strong, M. T. 2003. *Cypringlea*, a new genus of Cyperaceae from Mexico. Novon 13: 123-132.
Téllez Valdés, O. y R. Geeta. 2007. *Dioscorea howardiana*, a new species in *Dioscorea* section *Trigonobasis* (Dioscoreaceae). Brittonia 59: 370-373.

Téllez, O. 2008. Dioscoreáceas (Monocotiledóneas). In: Ocegueda, S. y J. Llorente-Bousquets (coords.). Capital natural de México, catálogo taxonómico de especies de México. Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. cd1.

The Plant List. 2012. Version 1. Published on the Internet. http://www.theplantlist.org/ (accessed March-April).

Thiede, J. 2001. Agavaceae, In: Eggli, U. (ed.). Illustrated handbook of succulent plants. Springer-Verlag. Berlin-Heidelberg, Alemania. pp. 5-100.

Thomas, W. W., A. C. Araújo y M. V. Alves. 2009. A preliminary molecular phylogeny of the Rhynchosporeae (Cyperaceae). Bot. Rev. 75: 22-29.

Toledo, V. M. 1988. La diversidad biológica de México. Ciencia y Desarrollo 81: 17-30.

Toledo, V. M. 1994. La diversidad biológica de México, nuevos retos para la investigación en los noventas. Ciencias 34: 43-59.

Tropicos.org. Feb. 2012. Missouri Botanical Garden. http://www.tropicos.org

Tucker, G. C. 1994. Revision of the Mexican species of *Cyperus* (Cyperaceae). Syst. Bot. Monogr. 43: 1-213.

Vega Aviña, R., H. Aguiar Hernández, J. A. Gutiérrez García, J. A. Hernández Vizcarra, I. F. Vega López y J. L. Villaseñor. 2000. Endemismo regional presente en la flora del municipio de Culiacán, Sinaloa, México. Acta Bot. Mex. 53: 1-15.

Villarreal-Quintanilla, J. Á. y J. A. Encina Domínguez. 2005. Plantas vasculares endémicas de Coahuila y algunas áreas adyacentes, México. Acta Bot. Mex. 70: 1-46.

Villaseñor, J. L. 1991. Las Heliantheae endémicas a México: una guía hacia la conservación. Acta Bot. Mex. 15: 29-46.

Villaseñor, J. L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. INCI 28: 160-167.

WCSP. 2012. World Checklist of Selected Plant Families. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet; http://apps.kew.org/wcsp/ Retrieved 2011-03-1 – 04-30.

Webb, R. H. y J. M. Salazar-Ceseña. 2011. *Agave turneri* (Agavaceae), a new species from northeastern Baja California, Mexico. Brittonia 63: 203-210.

Zomlefer, W. F. y W. S. Judd. 2002. Resurrection of segregates of the polyphyletic Genus *Zigadenus* s. l. (Liliales: Melanthiaceae) and resulting new combinations. Novon 12: 299-308.

Zuloaga, F. O., O. Morrone, G. Davidse, T. S. Filgueiras, P. M. Peterson, R. J. Soreng y E. Judziewicz. 2003. Catalogue of New World grasses (Poaceae): III. Subfamilies Panicoideae, Aristidoideae, Arundinoideae, and Danthonioideae. Contr. U. S. Natl. Herb. 46: 1-662.

Recibido en abril de 2012.

Aceptado en junio de 2012.

APÉNDICE 1

Catálogo de las Liliopsida endémicas de México

Simbología: Megaméxico 1 = * Megaméxico 2 = ** Megaméxico 3 = ***
Aguascalientes (AGS), Baja California (BC), Baja California Sur (BCS), Campeche (CAM), Chiapas (CHIS), Chihuahua (CHIH), Coahuila (COAH), Colima (COL), Distrito Federal (DF), Durango (DGO), Estado de México (MÉX), Guanajuato (GTO), Guerrero (GRO), Hidalgo (HGO), Jalisco (JAL), Michoacán (MICH), Morelos (MOR), Nayarit (NAY), Nuevo León (NL), Oaxaca (OAX), Puebla (PUE), Querétaro (QRO), Quintana Roo (QROO), San Luis Potosí (SLP), Sinaloa (SIN), Sonora (SON), Tabasco (TAB), Tamaulipas (TAM), Tlaxcala (TLX), Veracruz (VER), Yucatán (Yuc), Zacatecas (ZAC).
Categorías de protección en la NOM-059-SEMARNAT-2010: Probablemente extinta en el medio silvestre (E); En peligro de extinción (P); Amenazadas (A); Sujetas a protección especial (Pr).

Agavaceae
Agave aktites Gentry
Agave albopilosa I. Cabral, Villareal et A.E. Estrada
* *Agave americana* L. ssp. *protamericana* Gentry
Agave americana L. var. *oaxacensis* Gentry
Agave angustiarum Trel.
Agave angustifolia Haw. var. *deweyana* (Trel.) Gentry
Agave angustifolia Haw. var. *rubescens* (Salm-Dyck) Gentry
Agave angustifolia Haw. var. *sargentii* Trel.
Agave applanata K. Koch ex Jacobi
Agave arcedianoensis Cházaro, O.M. Valencia et Vázquez **(JAL)**
Agave asperrima Jacobi ssp. *maderensis* (Gentry) B. Ullrich **(COAH)**
* *Agave asperrima* Jacobi ssp. *asperrima*
Agave asperrima Jacobi ssp. *potosiensis* (Gentry) B. Ullrich
Agave asperrima Jacobi ssp. *zarcensis* (Gentry) B. Ullrich **(DGO)**
Agave atrovirens Karw. ex Salm-Dyck var. *atrovirens*
Agave atrovirens Karw. ex Salm-Dyck var. *mirabilis* (Trel.) Gentry
Agave attenuata Salm-Dyck
Agave aurea Brandegee **(BCS)**
Agave avellanidens Trel. **(BC)**
Agave bovicornuta Gentry
Agave bracteosa S. Watson ex Engelm. **(A)**
** *Agave cantala* Roxb. var. *acuispina* (Trel.) Gentry
Agave capensis Gentry **(BCS)**
Agave cerulata Trel. ssp. *cerulata*
Agave cerulata Trel. ssp. *dentiens* (Trel.) Gentry
Agave cerulata Trel. ssp. *nelsonii* (Trel.) Gentry **(BC)**
Agave cerulata Trel. ssp. *subcerulata* Gentry **(BCS)**
Agave chazaroi Vázquez et O.M. Valencia **(JAL)**
Agave chiapensis Jacobi **(CHIS)** **(Pr)**
Agave chrysoglossa I.M. Johnst.
Agave colimana Gentry
Agave collina Greenm.
Agave colorata Gentry
Agave congesta Gentry **(CHIS)** **(Pr)**
Agave cupreata Trel. et A. Berger
** *Agave dasylirioides* Jacobi et C.D. Bouché **(A)**
Agave datylio F.A.C. Weber var. *datylio* **(BCS)**
Agave datylio F.A.C. Weber var. *vexans* (Trel.) I.M. Johnst. **(BCS)**

Apéndice 1. Continuación.

* *Agave deserti* Engelm. ssp. *deserti*
* *Agave deserti* Engelm. ssp. *pringlei* (Engelm. ex Baker) Gentry
* *Agave deserti* Engelm. ssp. *simplex* Gentry
Agave desmetiana Jacobi **(SIN)**
Agave difformis A. Berger
Agave durangensis Gentry
Agave ellemeetiana Jacobi **(VER)**
Agave ensifera Jacobi
Agave felgeri Gentry **(SON)**
Agave filifera Salm-Dyck ssp. *schidigera* (Lem.) B. Ullrich
Agave filifera Salm-Dyck ssp. *filifera*
Agave filifera Salm-Dyck ssp. *microcreps* Kimnach **(SIN)**
Agave filifera Salm-Dyck ssp. *multifilifera* (Gentry) B. Ullrich
Agave flexispina Trel.
Agave fortiflora Gentry **(SON)**
Agave funkiana K. Koch et Bouché
Agave garcia-mendozae Galván et L. Hern.
Agave geminiflora (Tagl.) Ker Gawl. **(NAY)**
Agave gentry B. Ullrich
** *Agave ghiesbreghtii* Jacobi
Agave gigantensis Gentry **(BCS)**
* *Agave glomeruliflora* (Engelm.) A. Berger
* *Agave gracilipes* Trel.
Agave grijalvensis B. Ullrich **(CHIS)**
Agave guadalajarana Trel.
Agave guiengola Gentry **(OAX) (A)**
Agave gypsophila Gentry **(Pr)**
* *Agave havardiana* Trel.
** *Agave hiemiflora* Gentry
Agave hookeri Jacobi
Agave horrida Lem. ex Jacobi ssp. *horrida*
Agave horrida Lem. ex Jacobi ssp. *perotensis* B. Ullrich
Agave impressa Gentry **(A)**
Agave inaequidens K. Koch ssp. *barrancensis* Gentry **(DGO)**
Agave inaequidens K. Koch ssp. *inaequidens*
Agave isthmensis García-Mend. et Palma
Agave jaiboli Gentry
Agave karwinskii Zucc.
Agave kerchovei Lem.
* *Agave lechugilla* Torr.
* *Agave lophantha* Schiede
Agave lurida Aiton **(P)**
Agave macroacantha Zucc.
Agave mapisaga Trel. var. *lisa* Gentry **(QRO)**
Agave mapisaga Trel. var. *mapisaga*
Agave margaritae Brandegee **(BCS)**
Agave marmorata Roezl
Agave maximiliana Baker var. *katharinae* (A. Berger) Gentry
Agave maximiliana Baker var. *maximiliana*
Agave microceps (Kimnach) A. Vázquez et Cházaro
Agave mitis Mart. var. *albidior* (Salm-Dyck) B. Ullrich **(HGO)**
Agave mitis Mart. var. *mitis*
Agave montana Villareal **(NL)**
Agave montium-sancticaroli García-Mend. **(TAM)**
Agave moranii Gentry **(BC)**
* *Agave murpheyi* F. Gibson
Agave nayaritensis Gentry **(NAY)**
* *Agave neomexicana* Wooton et Standl.
Agave nizandensis Cutak **(OAX) (P)**
Agave nuusaviorum García-Mend. ssp. *deltoidea* García-Mend. **(OAX)**
Agave nuusaviorum García-Mend. ssp. *nuusaviorum* **(OAX)**
Agave obscura Schiede ex Schltdl.
Agave ocahui Gentry var. *longifolia* Gentry **(SON)**
Agave ocahui Gentry var. *ocahui* **(SON)**
Agave ornithobroma Gentry **(Pr)**
Agave oroensis Gentry **(ZAC)**
Agave ovatifolia G.D. Starr et Villareal **(NL)**
** *Agave pachycentra* Trel.
* *Agave palmeri* Engelm.
Agave parrasana A. Berger **(Pr)**
Agave parryi Engelm. var. *huachucensis* (Baker) Little
* *Agave parryi* Engelm. var. *parryi*
Agave parryi Engelm. var. *truncata* Gentry
Agave parviflora Torr. ssp. *flexiflora* Gentry **(SON) (A)**
* *Agave parviflora* Torr. ssp. *parviflora* **(A)**
Agave peacockii Croucher **(Pr)**
Agave pedunculifera Trel.

Apéndice 1. Continuación.

Agave pelona Gentry **(SON)**
Agave pendula Schnittsp.
Agave petrophila García-Mend. et E. Martínez
Agave pintilla S. González, M. González et L. Reséndiz **(DGO)**
Agave polianthiflora Gentry **(A)**
Agave polyacantha Haw.
Agave potatorum Zucc.
Agave potrerana Trel.
Agave promontorii Trel. **(BCS)**
Agave pumila hort. ex Baker **(COAH)**
Agave rhodacantha Trel.
Agave rzedowskiana P. Carrillo, Vega et R. Delgad.
Agave salmiana Otto ex Salm-Dyck ssp. *crassispina* (Trel.) Gentry
Agave salmiana Otto ex Salm-Dyck var. *ferox* (K. Koch) Gentry
Agave salmiana Otto ex Salm-Dyck var. *salmiana*
Agave scaposa Gentry
Agave schneideriana A. Berger **(PUE)**
* *Agave schottii* Engelm. var. *schottii*
** *Agave schottii* Engelm. var. *treleasei* (Toumey) Kearney et Peebles
Agave sebastiana Greene
** *Agave seemanniana* Jacobi
Agave shawii Engelm. ssp. *goldmaniana* (Trel.) Gentry **(BC)**
* *Agave shawii* Engelm. ssp. *shawii*
Agave shrevei Gentry ssp. *magna* Gentry
Agave shrevei Gentry ssp. *matapensis* Gentry **(SON)**
Agave shrevei Gentry ssp. *shrevei*
Agave sobria Brandegee ssp. *frailensis* Gentry **(BCS)**
Agave sobria Brandegee ssp. *roseana* (Trel.) Gentry **(BCS)**
Agave sobria Brandegee ssp. *sobria* **(BCS)**
Agave spicata Cav. **(HGO)**
Agave striata Zucc. ssp. *striata*
Agave striata Zucc. var. *falcata* (Engelm.) Gentry
Agave stricta Salm-Dyck
Agave stringens Trel. **(JAL)**
Agave subsimplex Trel. **(SON)**
Agave tenuifolia Zamudio et E. Sánchez
Agave tequilana F.A.C. Weber
Agave titanota Gentry **(OAX)** **(Pr)**
Agave triangularis Jacobi
Agave turneri R.H. Webb et Salazar-Ceseña **(BC)**
Agave valenciana Cházaro et A. Vázquez **(JAL)**
Agave vazquezgarciae Cházaro et J.A. Lomelí **(JAL)**
Agave victoriae-reginae T. Moore **(P)**
Agave vilmoriniana A. Berger
Agave vizcainoensis Gentry **(BCS)** **(Pr)**
* *Agave weberi* Cels ex Poisson
Agave wendtii Cházaro **(VER)**
Agave wocomahi Gentry
Agave xylonacantha Salm-Dyck
Agave zebra Gentry **(SON)**
** *Beschorneria albiflora* Matuda **(Pr)**
Beschorneria calcicola García-Mend. **(Pr)**
* *Beschorneria dubia* Carrièrre
Beschorneria rigida Rose
Beschorneria septentrionalis García-Mend.
Beschorneria tubiflora (Kunth et Bouché) Kunth **(Pr)**
Beschorneria wrightii Hook. **(MÉX)** **(Pr)**
Beschorneria yuccoides K. Koch var. *dekosteriana* (K. Koch) García-Mend.
Beschorneria yuccoides K. Koch var. *yuccoides* **(HGO)**
Furcraea cahum Trel.
** *Furcraea guatemalensis* Trel.
Furcraea guerrerensis Matuda
Furcraea longaeva Karw. et Zucc.
Furcraea macdougallii Matuda **(E)**
Furcraea martinezii García-Mend. et L. de la Rosa **(GRO)**
Furcraea niquivilensis Matuda ex García-Mend. **(CHIS)**
Furcraea parmentieri (Roezl ex Ortgies) García-Mend. **(A)**
** *Furcraea quicheensis* Trel.
** *Furcraea samalana* Trel.
Furcraea selloa K. Koch **(HGO)**
Furcraea undulata Jacobi
Hesperaloe campanulata G.D. Starr **(NL)**
Hesperaloe chiangii (G.D. Starr) B.L. Turner **(SLP)**
* *Hesperaloe funifera* (K. Koch) Trel.
Hesperaloe malacophylla Hochstätter et Mart.-Aval. **(TAM)**

Apéndice 1. Continuación.

Hesperaloe nocturna Gentry **(SON)**
Hesperaloe parviflora (Torr.) J.M. Coult. ssp. *betcholdii* Hochstätter **(COAH)**
* *Hesperaloe parviflora* (Torr.) J.M. Coult. ssp. *parviflora*
Hesperaloe tenuifolia G.D. Starr **(SON)**
Hesperoyucca whipplei Torr. ssp. *eremica* Epling et A.L. Haines
Hesperoyucca whipplei Torr. ssp. *rigata* Afferni et Drovandi **(BC)**
Manfreda brunnea (S. Watson) Rose **(A)**
Manfreda bulbulifera Castillejos et E. Solano **(GRO)**
Manfreda chamelensis Lott et Verh.-Will. **(JAL)**
Manfreda elongata Rose
Manfreda galvaniae A. Castañeda, S. Franco et García-Mend. **(MÉX)**
Manfreda guerrerensis Matuda **(GRO) (Pr)**
Manfreda guttata (Jacobi et Bouché) Rose
Manfreda hauniensis (J. Petersen) Verh.-Will.
Manfreda involuta McVaugh **(JAL)**
Manfreda jaliscana Rose
Manfreda littoralis García-Mend., A. Castañeda et S. Franco
Manfreda longibracteata Verh.-Will.
* *Manfreda longiflora* (Rose) Verh.-Will. **(A)**
Manfreda maculata (Mart.) Rose
* *Manfreda maculosa* (Hook.) Rose
Manfreda malinaltenangensis Matuda **(MÉX)**
Manfreda nanchichitlensis Matuda **(MÉX) (A)**
Manfreda paniculata L.Hern., R.A. Orellana et Carnevali
Manfreda parva Aarón Rodr. **(GRO)**
Manfreda petskinil R.A. Orellana, L. Hern. et Carnevali **(YUC)**
Manfreda planifolia (S. Watson) Rose **(Pr)**
Manfreda potosina (B.L. Rob. et Greenm.) Rose **(Pr)**
Manfreda pringlei Rose
Manfreda pubescens (Regel et Ortgies) Verh.-Will. ex Piña
Manfreda revoluta (Klotzsch) Rose **(MÉX)**
Manfreda rubescens Rose
** *Manfreda scabra* (Ortega) McVaugh
* *Manfreda sileri* Verh.-Will.
Manfreda singuliflora (S. Watson) Rose
* *Manfreda variegata* (Jacobi) Rose
Polianthes bicolor E. Solano et García-Mend. **(OAX)**
Polianthes densiflora (B.L. Rob. et Fernald) Shinners **(CHIH) (Pr)**
Polianthes durangensis Rose
Polianthes elongata Rose **(GRO)**
Polianthes geminiflora (La Llave) Rose var. *clivicola* McVaugh
Polianthes geminiflora (La Llave) Rose var. *geminiflora*
Polianthes geminiflora (La Llave) Rose var. *graminifolia* (Rose) McVaugh
Polianthes geminiflora (La Llave) Rose var. *pueblensis* E. Solano et García-Mend. **(PUE)**
Polianthes howardii Verh.-Will. **(Pr)**
Polianthes longiflora Rose **(Pr)**
Polianthes montana Rose **(NAY)**
Polianthes multicolor E. Solano et Dávila **(GTO)**
Polianthes nelsonii Rose **(DGO)**
Polianthes oaxacana García-Mend. et E. Solano **(OAX)**
Polianthes palustris Rose **(Pr)**
Polianthes platyphylla Rose **(Pr)**
Polianthes pringlei Rose
Polianthes sessiliflora (Hemsl.) Rose
Polianthes zapopanensis E. Solano et Ríos-Gómez **(JAL)**
Prochnyanthes mexicana (Zucc.) Rose
Yucca capensis L.W. Lenz **(BCS)**
* *Yucca carnerosana* (Trel.) McKelvey
Yucca coahuilensis Matuda et Piña **(COAH)**
Yucca decipiens Trel.
Yucca declinata Laferr. **(SON)**
Yucca desmettiana Baker **(CHIH)**
* *Yucca elata* (Engelm.) Engelm.
** *Yucca elephantipes* Regel
Yucca endlichiana Trel. **(COAH) (Pr)**
* *Yucca faxoniana* (Trel.) Sarg.
* *Yucca filifera* Chabaud
Yucca grandiflora Gentry **(SON) (Pr)**
Yucca jaliscensis (Trel.) Trel.
Yucca lacandonica Gómez Pompa et J. Valdés **(A)**
Yucca linearifolia Clary
* *Yucca madrensis* Gentry
Yucca mixtecana García-Mend.

Apéndice 1. Continuación.

Yucca periculosa Baker
Yucca potosina Rzed. **(SLP)**
Yucca queretaroensis Piña **(A)**
* *Yucca reverchonii* Trel.
Yucca rigida (Engelm.) Trel.
* *Yucca rostrata* Engelm. ex Trel.
* *Yucca rupicola* Scheele
* *Yucca schottii* Engelm.
* *Yucca thompsoniana* Trel.
* *Yucca torreyi* Shafer
* *Yucca treculeana* Carrière
Yucca valida Brandegee

Alismaceae
Echinodorus virgatus (Hook. et Arn.) Micheli **(NAY) (E)**
Sagittaria demersa J.G. Sm.
Sagittaria macrophylla Zucc. **(A)**

Alliaceae
Allium durangoense Traub
Allium eurotophilum Wiggins **(BC)**
Allium fantasmosense Traub **(SLP)**
*** *Allium glandulosum* Link et Otto
Allium hintoniorum B.L. Turner **(NL)**
Allium huntiae Traub **(DGO)**
Allium kunthii G. Don
Allium mannii Traub et T.M. Howard **(DGO)**
Allium melliferum Traub **(JAL)**
Allium mexicanum Traub **(TAM)**
Allium michoacanum Traub **(MICH)**
Allium ownbeyi Traub **(NL)**
Allium peninsulare Lemmon ex Greene
* *Allium plummerae* S. Watson
Allium potosiense Traub **(SLP)**
Allium pueblanum Traub **(PUE)**
* *Allium runyonii* Ownbey
Allium stoloniferum T.D. Jacobsen
Allium telaponense Traub **(MÉX)**
Allium traubii T.M. Howard **(NL)**
Bessera elegans Schult.f.
Bessera tenuiflora (Greene) J.F. MacBr. **(BCS)**
Dandya balsensis López-Ferrari et Espejo
Dandya hannibalii L.W. Lenz **(MICH)**
Dandya purpusii (Brandegee) H.E. Moore **(COAH)**
Dandya thadhowardii L.W. Lenz
Diphalangium graminifolium S. Schauer **(VER)**
Jaimehintonia gypsophila B.L. Turner **(NL)**
*** *Milla biflora* Cav.
Milla bryanii I.M. Johnst. **(COAH)**
Milla delicata H.E. Moore **(GRO)**
Milla filifolia T.M. Howard
Milla magnifica H.E. Moore
Milla mexicana T.M. Howard
Milla mortoniana H.E. Moore **(GRO)**
Milla oaxacana Ravenna **(OAX)**
Milla potosina T.M. Howard
Milla rosea H.E. Moore **(NL)**
Petronymphe decora H.E. Moore **(GRO) (P)**
Triteleia guadalupensis L.W. Lenz **(BC)**
Triteleiopsis palmeri (S. Watson) Hoover **(BC)**

Alstroemeriaceae
Bomarea acutifolia (Link et Otto) Herb.
Bomarea gloriosa (Schltdl. et Cham.) M. Roem.

Amaryllidaceae
Chlidanthus ehrenbergii (Klotzsch) Kunth **(OAX)**
Habranthus arenicola (Brandegee) Flagg, G. Lom. Sm. & Meerow **(BC)**
Habranthus chichimeca (T.M. Howard et Ogden) Flagg, G. Lom. Sm. & Meerow
Habranthus conzattii (Greenm.) Flagg, G. Lom. Sm. & Meerow **(OAX)(A)**
* *Habranthus longifolia* (Hemsl.) Flagg, G. Lom. Sm. & Meerow **(SLP)**
Habranthus medinae L.O. Alvarado et García-Mend. **(PUE)**
Habranthus mexicanus T.M. Howard
Habranthus tepicensis Greenm. ex Flagg et G. Lom. Sm. **(NAY)**
Habranthus vittatus T.M. Howard **(OAX)**
Hymenocallis acutifolia (Herb.) Sweet
Hymenocallis araniflora T.M. Howard
Hymenocallis astrostephana T.M. Howard **(GRO)**
Hymenocallis azteciana Traub
Hymenocallis baumlii Ravenna **(CHIS)**
Hymenocallis cleo Ravenna **(CHIS)**
Hymenocallis clivorum Laferr. **(SON)**

Apéndice 1. Continuación.

Hymenocallis concinna Baker **(P)**
Hymenocallis cordifolia Micheli **(GRO)**
Hymenocallis durangoensis T.M. Howard **(DGO)** **(P)**
Hymenocallis eucharidifolia Baker **(GRO)**
Hymenocallis glauca (Herb.) Baker ex Benth. et Hook.f.
Hymenocallis graminifolia Greenm. **(MOR)**
Hymenocallis guerreroensis T.M. Howard **(GRO)** **(A)**
Hymenocallis harrisiana Herb.
Hymenocallis howardii Bauml
Hymenocallis imperialis T.M. Howard
Hymenocallis jaliscensis M.E. Jones
Hymenocallis leavenworthii (Standl. et Steyerm.) Bauml **(MICH)** **(A)**
Hymenocallis lehmilleri T.M. Howard **(GRO)**
Hymenocallis longibracteata Hochr. **(VER)**
Hymenocallis maximilianii T.M. Howard **(GRO)**
Hymenocallis partita Ravenna **(CHIS)**
Hymenocallis phalangidis Bauml **(NAY)**
Hymenocallis pimana Laferr. **(CHIH)**
Hymenocallis portamonetensis Ravenna **(CHIS)**
Hymenocallis proterantha Bauml
Hymenocallis pumila Bauml
Hymenocallis sonorensis Standl.
Hymenocallis vasconcelosii García-Mend. **(OAX)**
Hymenocallis woelfleana T.M. Howard
** *Sprekelia formosissima* (L.) Herb.
Sprekelia howardii Lehmiller
Zephyranthes bella T.M. Howard et Ogden
** *Zephyranthes brevipes* (Baker ex Donn. Sm.) Standl.
** *Zephyranthes chlorosolen* (Herb.) D. Dietr.
** *Zephyranthes chrysantha* Greenm. et C.H. Thomps.
Zephyranthes clintiae Traub
Zephyranthes concolor (Lindl.) Benth. et Hook. f.
Zephyranthes crociflora T.M. Howard et Ogden **(COAH)**
Zephyranthes dichromantha T.M. Howard **(SLP)**
** *Zephyranthes drummondii* D. Don
** *Zephyranthes erubescens* S. Watson
Zephyranthes fosteri Traub
Zephyranthes howardii Traub
Zephyranthes katheriniae Spencer **(HGO)**
Zephyranthes latissimifolia Spencer **(JAL)**
Zephyranthes leucantha T.M. Howard **(HGO)**
Zephyranthes longituba Flory ex Flagg et G. Lom.Sm.
Zephyranthes macrosiphon Baker
Zephyranthes minuta (Kunth) D. Dietr.
Zephyranthes miradorensis (Kraenzl.) Espejo et López-Ferr. **(VER)**
Zephyranthes moctezumae T.M. Howard **(SLP)**
Zephyranthes morrisclintii Traub et T.M. Howard **(NL)**
Zephyranthes nelsonii Greenm.
Zephyranthes nymphaea T.M. Howard et Ogden
Zephyranthes orellanae Carnevali, Duno et J.L. Tapia **(YUC)**
Zephyranthes primulina T.M. Howard et Ogden **(SLP)**
Zephyranthes reginae T.M. Howard et Ogden **(SLP)**
** *Zephyranthes sessilis* Herb.
Zephyranthes subflava Spencer **(SLP)**

Anthericaceae

Echeandia albiflora (Schltdl. et Cham.) M. Martens et Galeotti **(VER)**
Echeandia atoyacana Cruden
Echeandia attenuata Cruden
Echeandia breedlovei Cruden
Echeandia campechiana Cruden
* *Echeandia chandleri* (Greenm. et C.H. Thomps.) Cruden
Echeandia chiapensis Cruden
Echeandia coalcomanensis Cruden **(MICH)**
Echeandia confertiflora Cruden **(OAX)**
Echeandia conzattii Cruden **(OAX)**
Echeandia drepanoides (Greenm.) Cruden **(OAX)**
Echeandia durangensis (Greenm.) Cruden
Echeandia echeandioides (Schltdl.) Cruden
Echeandia elegans Cruden
Echeandia falcata Cruden
* *Echeandia flavescens* (Schult. et Schult.f.) Cruden
Echeandia flexuosa Greenm.
Echeandia gentryi Cruden
Echeandia gracilis Cruden

Apéndice 1. Continuación.

Echeandia grandiflora Cruden **(OAX)**
Echeandia hallbergii Cruden **(OAX)**
Echeandia hintonii Cruden **(GRO)**
Echeandia hirticaulis Cruden
Echeandia imbricata Cruden
Echeandia llanicola Cruden **(OAX)**
Echeandia longifolia (Weath.) Cruden
** *Echeandia longipedicellata* Cruden
** *Echeandia luteola* Cruden
Echeandia macrophylla Rose ex Weath. **(SLP)**
Echeandia mcvaughii Cruden
Echeandia magnifica López-Ferr., Espejo et Ceja **(GRO)**
** *Echeandia matudae* Cruden
Echeandia mexiae Cruden
Echeandia mexicana Cruden
Echeandia michoacensis (Poelln.) Cruden **(MICH)**
Echeandia mirandae Cruden
Echeandia montealbanensis Cruden **(OAX)**
Echeandia nana (Baker) Cruden
Echeandia nayaritensis Cruden
Echeandia oaxacana Cruden **(OAX)**
Echeandia occidentalis Cruden
Echeandia palmeri Cruden
Echeandia paniculata Rose
Echeandia parva Cruden
Echeandia parvicapsulata Cruden
** *Echeandia parviflora* Baker
Echeandia pihuamensis Cruden **(JAL)**
Echeandia platyphylla (Greenm.) Cruden **(PUE)**
Echeandia pseudopetiolata Cruden **(GRO)**
Echeandia pseudoreflexa Cruden **(CHIS)**
Echeandia ramosissima (C. Presl) Cruden
* *Echeandia reflexa* (Cav.) Rose
Echeandia robusta Cruden
Echeandia sanmiguelensis Cruden **(GTO)**
Echeandia scabrella (Benth.) Cruden
Echeandia sinaloensis Cruden
Echeandia smithii Cruden **(OAX)**
Echeandia tamaulipensis Cruden **(TAM)**
Echeandia taxcana Cruden
Echeandia tenuifolia Cruden **(OAX)**
Echeandia tenuis (Weath.) Cruden **(GRO)**
Echeandia udipratensis Cruden **(JAL)**
Echeandia vaginata Cruden **(OAX)**
** *Echeandia vestita* (Baker) Cruden

Araceae
Anthurium andicola Liebm.
** *Anthurium armeniense* Croat
Anthurium berriozabalenze Matuda
Anthurium cerrobaulense Matuda
Anthurium cerropelonense Matuda **(OAX)**
Anthurium chamulense Matuda ssp. *chamulense* **(CHIS)**
Anthurium chamulense Matuda ssp. *oaxacanum* Croat **(OAX)**
** *Anthurium chiapasense* Standl. ssp. *chiapasense*
Anthurium chiapasense Standl. ssp. *tlaxiacense* (Matuda) Croat **(OAX)**
Anthurium clarinervium Matuda **(CHIS)**
** *Anthurium cordatotriangulum* Matuda
Anthurium faustomirandae Pérez-Far. et Croat **(CHIS)**
** *Anthurium flexile* Schott ssp. *muelleri* (J.F. MacBr.) Croat et R.A. Baker
Anthurium hagsaterianum J.R. Haager **(GRO)**
Anthurium halmoorei Croat
Anthurium huautlense Matuda **(OAX)**
** *Anthurium huixtlense* Matuda
Anthurium leuconeurum Lem. **(CHIS)**
Anthurium lezamae Matuda
Anthurium longipeltatum Matuda
** *Anthurium lucens* Standl.
Anthurium machetioides Matuda
** *Anthurium montanum* Hemsl.
Anthurium nakamurae Matuda **(CHIS)**
Anthurium nelsonii Croat **(OAX)**
Anthurium nizandense Matuda
Anthurium ocotepecense Matuda
Anthurium pedatoradiatum Schott ssp. *helleborifolium* (Schott) Croat
Anthurium pedatoradiatum Schott ssp. *pedatoradiatum*
Anthurium podophyllum (Cham. et Schltdl.) Kunth **(A)**
Anthurium riograndicolum Matuda **(OAX)**
Anthurium rionegrense Matuda
Anthurium rzedowskii Croat
Anthurium sarukhanianum Croat et Haager **(GRO)**

Apéndice 1. Continuación.

Anthurium schlechtendalii Kunth ssp. *jimenezii* (Matuda) Croat
** *Anthurium seleri* Engl.
Anthurium subovatum Matuda **(OAX)**
** *Anthurium titanium* Standl. et Steyerm.
Anthurium umbrosum Liebm.
** *Anthurium verapazense* Engl.
Anthurium yetlense Matuda **(OAX)**
Arisaema macrospathum Benth.
** *Monstera acacoyaguensis* Matuda
Monstera florescanoana Croat, Krömer et A. Acebey **(VER)**
** *Philodendron advena* Schott
Philodendron bazii Matuda
Philodendron breedlovei Croat **(CHIS)**
Philodendron dressleri G.S. Bunting
Philodendron escuintlense Matuda
Philodendron hederaceum (Willd.) Schott et Endl. var. *oxycardium* (Schott) Croat
** *Philodendron purulhense* Croat
Philodendron radiatum Schott var. *pseudoradiatum* (Matuda) Croat **(CHIS)**
Philodendron seguine Schott
** *Philodendron smithii* Engl.
Philodendron sousae Croat **(CHIS)**
Philodendron subincisum Schott **(VER)**
** *Philodendron verapazense* Croat
** *Spathiphyllum blandum* Schott
Spathiphyllum brevirostre (Liebm.) Schott
** *Spathiphyllum cochlearispathum* (Liebm.) Engl.
** *Spathiphyllum ortgiesii* Regel
Spathiphyllum uxpanapense Matuda **(VER)**
** *Syngonium chiapense* Matuda
** *Syngonium neglectum* Schott
Syngonium sagittatum G.S. Bunting
** *Syngonium salvadorense* Schott
** *Syngonium steyermarkii* Croat
Xanthosoma mendozae Matuda
Xanthosoma yucatanense Engl.

Arecaceae
** *Astrocaryum mexicanum* Liebm. ex Mart.
Attalea guacuyule (Liebm. ex Mart.) Zona
** *Bactris mexicana* Liebm. ex Mart. var. *trichophylla* Burret
Brahea aculeata (Brandegee) H.E. Moore **(A)**
Brahea armata S. Watson
Brahea berlandieri Bartlett **(Pr)**
Brahea brandegeei (Purpus) H.E. Moore
Brahea calcarea Liebm. **(VER)**
Brahea decumbens Rzed.
** *Brahea dulcis* (Kunth) Mart.
Brahea edulis H. Wendl. ex S. Watson **(BC)(Pr)**
Brahea elegans (Franceschi ex Becc.) H.E. Moore **(SON)**
Brahea moorei L.H. Bailey **(Pr)**
Brahea nitida André **(Pr)**
Brahea pimo Becc.
** *Brahea salvadorensis* H. Wendl. ex Becc.
Brahea sarukhanii H.J. Quero
Chamaedorea affinis Liebm. ex Mart. **(OAX)**
Chamaedorea alternans H. Wendl. **(A)**
** *Chamaedorea arenbergiana* H. Wendl. **(A)**
Chamaedorea atrovirens Mart. **(OAX)** **(A)**
** *Chamaedorea carchensis* Standl. et Steyerm. **(A)**
Chamaedorea cataractarum Mart. **(A)**
** *Chamaedorea elatior* Mart. **(A)**
** *Chamaedorea elegans* Mart.
** *Chamaedorea ernesti-augusti* H. Wendl. **(A)**
** *Chamaedorea fractiflexa* Hodel et J.J. Castillo **(A)**
Chamaedorea glaucifolia H. Wendl. **(CHIS)** **(P)**
Chamaedorea hooperiana Hodel **(VER)** **(A)**
Chamaedorea ibarrae Hodel
** *Chamaedorea keeleriorum* Hodel et J.J. Castillo
Chamaedorea klotzschiana H. Wendl. **(Pr)**
Chamaedorea liebmannii Mart. **(A)**
Chamaedorea martiana H. Wendl. **(CHIS)**
Chamaedorea metallica O.F. Cook ex H.E. Moore **(P)**
Chamaedorea microspadix Burret **(A)**
** *Chamaedorea neurochlamys* Burret
** *Chamaedorea nubium* Standl. et Steyerm. **(A)**
** *Chamaedorea oblongata* Mart.
Chamaedorea oreophila Mart. **(A)**
** *Chamaedorea parvisecta* Burret **(A)**
Chamaedorea plumosa Hodel **(CHIS)**
Chamaedorea pochutlensis Liebm. **(A)**
Chamaedorea pringlei S. Watson

Apéndice 1. Continuación.

Chamaedorea queroana Hodel **(OAX) (A)**
Chamaedorea radicalis Mart.
Chamaedorea rhizomatosa Hodel **(OAX) (A)**
Chamaedorea rigida H. Wendl. ex Dammer **(OAX) (A)**
** *Chamaedorea rojasiana* Standl. et Steyerm. **(A)**
** *Chamaedorea sartorii* Liebm. **(A)**
Chamaedorea schiedeana Mart. **(A)**
** *Chamaedorea schippii* Burret
** *Chamaedorea seifrizii* Burret
** *Chamaedorea simplex* Burret **(A)**
Chamaedorea stolonifera H. Wendl. ex Hook.f. **(A)**
** *Chamaedorea tuerckheimii* (Dammer) Burret **(P)**
** *Chamaedorea vulgata* Standl. et Steyerm. **(A)**
** *Chamaedorea whitelockiana* Hodel et N.W. Uhl **(A)**
Coccothrinax readii H.J. Quero **(A)**
Cryosophila nana (Kunth) Blume ex Salomon **(A)**
** *Cryosophila stauracantha* (Heynh.) R.J. Evans **(A)**
** *Desmoncus ferox* Bartlett
** *Desmoncus quasillarius* Bartlett
Gaussia gomez-pompae (H.J. Quero) H.J. Quero **(A)**
** *Gaussia maya* (O.F. Cook) H.J. Quero et Read **(A)**
** *Reinhardtia elegans* Liebm. **(A)**
** *Roystonea dunlapiana* P.H. Allen **(Pr)**
Sabal gretherae H.J. Quero **(QROO) (Pr)**
*** *Sabal mexicana* Mart.
Sabal pumos (Kunth) Burret **(Pr)**
Sabal rosei (O.F. Cook) Becc.
Sabal uresana Trel. **(Pr)**

Bromeliaceae
Aechmea aenigmatica López-Ferr., Espejo, Ceja et Mendoza **(OAX)**
** *Aechmea matudae* L.B. Sm.
Aechmea mexicana Baker
** *Billbergia pallidiflora* Liebm.
** *Billbergia viridiflora* H. Wendl.
Bromelia hemisphaerica Lam.
Bromelia palmeri Mez
Catopsis compacta Mez
** *Catopsis delicatula* L.B. Sm.
Catopsis mexicana L.B. Sm.
Catopsis minimiflora Matuda **(CHIS)**
** *Catopsis subulata* L.B. Sm.
Catopsis wawranea Mez **(VER)**
** *Fosterella micrantha* (Lindl.) L.B. Sm.
Greigia juareziana L.B. Sm.
Greigia van-hyningii L.B. Sm.
Hechtia bracteata Mez **(VER)**
Hechtia carlsoniae Burt-Utley et Utley **(GRO)**
Hechtia caudata L.B. Sm. **(OAX)**
Hechtia caulescens López-Ferr., Espejo et Mart.-Correa
Hechtia chichinautzensis Mart.-Correa, Espejo et López-Ferr. **(MOR)**
Hechtia colossa Mart.-Correa, Espejo et López-Ferr. **(OAX)**
Hechtia confusa L.B. Sm. **(PUE)**
Hechtia conzattiana L.B. Sm. **(OAX)**
Hechtia edulis I. Ramírez, Espejo et López-Ferr. **(CHIH)**
Hechtia elliptica L.B. Sm. **(COAH)**
Hechtia epigyna Harms
Hechtia fosteriana L.B. Sm. **(OAX)**
Hechtia fragilis Burt-Utley et Utley
Hechtia galeottii Mez **(OAX)**
Hechtia gayorum L.W. Lenz **(BCS)**
Hechtia ghiesbreghtii Lem. **(CHIS)**
Hechtia glabra Brandegee **(VER)**
Hechtia glauca Burt-Utley et Utley **(MICH)**
Hechtia glomerata Zucc.
** *Hechtia guatemalensis* Mez
Hechtia hintoniana Burt-Utley, Utley et García-Mend. **(MÉX)**
Hechtia iltisii Burt-Utley et Utley **(JAL)**
Hechtia jaliscana L.B. Sm. **(JAL)**
Hechtia laevis L.B. Sm. **(COL)**
Hechtia lanata L.B. Sm. **(OAX)**
Hechtia laxissima L.B. Sm. **(MICH)**
Hechtia lundelliorum L.B. Sm.
Hechtia lyman-smithii Burt-Utley et Utley **(OAX)**
Hechtia marnier-lapostollei L.B. Sm. **(OAX)**
Hechtia matudae L.B. Sm.
Hechtia melanocarpa L.B. Sm. **(GRO)**
Hechtia mexicana L.B. Sm. **(SLP)**

Apéndice 1. Continuación.

Hechtia michoacana Burt-Utley, Utley et García-Mend. **(MICH)**
Hechtia montana Brandegee
Hechtia mooreana L.B. Sm. **(GRO)**
Hechtia myriantha Mez **(VER)**
Hechtia nuusaviorum Espejo et López-Ferr. **(OAX)**
Hechtia oaxacana Burt-Utley, Utley et García-Mend. **(OAX)**
Hechtia pedicellata S. Watson **(JAL)**
Hechtia perotensis I. Ramírez et Mart.-Correa
Hechtia podantha Mez
Hechtia pretiosa Espejo et López-Ferr. **(GTO)**
Hechtia pringlei B.L. Rob. et Greenm. **(OAX)**
Hechtia pumila Burt-Utley et Utley **(GRO)**
Hechtia purpusii Brandegee **(VER)**
Hechtia reflexa L.B. Sm.
Hechtia reticulata L.B. Sm.
Hechtia rosea E. Morren ex Baker
Hechtia roseana L.B. Sm.
** *Hechtia schottii* Baker
Hechtia sphaeroblasta B.L. Rob.
Hechtia stenopetala Klotzsch **(VER)**
Hechtia suaveolens E. Morren ex Mez
Hechtia subalata L.B. Sm. **(DGO)**
Hechtia tehuacana B.L. Rob. **(PUE)**
* *Hechtia texensis* S. Watson
Hechtia tillandsioides (André) L.B. Sm.
Hechtia zamudioi Espejo, López-Ferr. et I. Ramírez **(QRO)**
Hohenbergia mesoamericana I. Ramírez, Carnevali et Cetzal **(QROO)**
** *Hohenbergiopsis guatemalensis* (L.B. Sm.) L.B. Sm. et Read
Pepinia amblyosperma (L.B. Sm.) G.S. Varad. et Gilmartin
** *Pepinia punicea* (Scheidw.) Brongn. ex André
Pitcairnia abundans L.B. Sm. **(NAY)**
Pitcairnia breedlovei L.B. Sm. **(CHIS)**
** *Pitcairnia calderonii* Standl. et L.B. Sm.
** *Pitcairnia carioana* Wittm.
** *Pitcairnia chiapensis* Miranda
Pitcairnia colimensis L.B. Sm.
Pitcairnia compostelae McVaugh
Pitcairnia cylindrostachya L.B. Sm.
Pitcairnia densiflora Brongn. ex Lem.
Pitcairnia flavescentia Matuda **(GRO)**
Pitcairnia flexuosa L.B. Sm.
Pitcairnia foliacea L.B. Sm. **(MICH)**
Pitcairnia hintoniana L.B. Sm.
Pitcairnia jaliscana S. Watson **(JAL)**
Pitcairnia karwinskyana Schult. et Schult.f.
Pitcairnia leprosa L.B. Sm. **(GRO)**
Pitcairnia loki-schmidtii Rauh et Barthlott **(JAL)**
Pitcairnia matudae L.B. Sm. **(CHIS)**
Pitcairnia micheliana André
Pitcairnia micropoda L.B. Sm. **(MÉX)**
Pitcairnia mirandae Utley et Burt-Utley **(CHIS)**
Pitcairnia modesta L.B. Sm. **(GRO)**
Pitcairnia monticola Brandegee **(SIN)**
Pitcairnia mooreana L.B. Sm. **(GRO)**
Pitcairnia oaxacana L.B. Sm.
Pitcairnia ocotensis Beutelsp. et López Vel. **(CHIS)**
Pitcairnia palmeri S. Watson
Pitcairnia pteropoda L.B. Sm. **(MICH)**
** *Pitcairnia puberula* Mez et Donn. Sm.
** *Pitcairnia recurvata* (Scheidw.) K. Koch
Pitcairnia ringens Klotzsch
Pitcairnia roseana L.B. Sm.
Pitcairnia schiedeana Baker
Pitcairnia secundiflora L.B. Sm. **(CHIS)**
Pitcairnia sordida L.B. Sm. **(GRO)**
Pitcairnia tabuliformis Linden **(CHIS)**
Pitcairnia tillandsioides L.B. Sm. **(GRO)**
** *Pitcairnia tuerckheimii* Donn. Sm.
Pitcairnia undulata (hort. ex Beer) Schiedw.
Pitcairnia undulatosepala Rauh **(OAX)**
Pitcairnia vallisoletana Lex.
Pitcairnia virginalis Utley et Burt-Utley **(OAX)**
Pitcairnia xanthocalyx Mart.
Pitcairnia yocupitziae Espejo et López-Ferr. **(GRO)**
Racinaea adscendens (L.B. Sm.) M.A. Spencer et L.B. Sm.
** *Racinaea ghiesbreghtii* (Baker) M.A. Spencer et L.B. Sm.
Tillandsia achyrostachys E. Morren ex Baker var. *achyrostachys*
Tillandsia achyrostachys E. Morren ex Baker var. *stenolepis* L.B. Sm.
Tillandsia aesii I. Ramírez et Carnevali

Apéndice 1. Continuación.

Tillandsia aguascalientensis C.S. Gardner **(AGS)**
Tillandsia albida Mez et Purpus
Tillandsia alfredo-lauii Rauh et J. Lehm. **(HGO)**
Tillandsia alvareziae Rauh **(VER)**
Tillandsia andrieuxii (Mez) L.B. Sm.
Tillandsia arroyoensis (W. Weber et Ehlers) Espejo et López-Ferr.
Tillandsia atenangoensis Ehlers et Wulfinghoff **(OAX)**
Tillandsia atroviolacea Ehlers et Koide **(OAX)**
* *Tillandsia baileyi* Rose ex Small
Tillandsia belloensis W. Weber
Tillandsia beutelspacheri Matuda **(CHIS)**
Tillandsia bochilensis Ehlers **(CHIS)**
Tillandsia boqueronensis Ehlers **(OAX)**
Tillandsia borealis López-Ferr. et Espejo
Tillandsia botterii E. Morren ex Baker **(VER)**
Tillandsia bourgaei Baker
Tillandsia caballosensis Ehlers **(GRO)**
Tillandsia califanii Rauh
Tillandsia callichroma L. Hrom. **(OAX)**
Tillandsia calothyrsus Mez
Tillandsia capistranoensis Ehlers et W. Weber
Tillandsia carlos-hankii Matuda **(OAX)** **(A)**
Tillandsia carlsoniae L.B. Sm. **(CHIS)**
Tillandsia celata Ehlers et Lautner **(OAX)**
Tillandsia chaetophylla Mez
Tillandsia chapalillaensis Ehlers et Lautner **(NAY)**
Tillandsia chiapensis C.S. Gardner **(CHIS)** **(A)**
** *Tillandsia chlorophylla* L.B. Sm.
Tillandsia circinnatioides Matuda
Tillandsia coalcomanensis Ehlers **(MICH)**
Tillandsia comitanensis Ehlers **(CHIS)**
Tillandsia concolor L.B. Sm. **(A)**
Tillandsia copalaensis Ehlers **(OAX)**
Tillandsia cossonii Baker
Tillandsia cretacea L.B. Sm.
Tillandsia crista-galli Ehlers **(CHIS)**
Tillandsia cryptantha Baker
** *Tillandsia cucaensis* Wittm.
Tillandsia X cuchnichim R. Guess et V. Guess **(CHIS)**
** *Tillandsia dasyliriifolia* Baker
** *Tillandsia deflexa* L.B. Sm.
Tillandsia delicata Ehlers **(OAX)**
Tillandsia deppeana Steud.
Tillandsia diguetii Mez et Rol.-Goss.
Tillandsia dugesii Baker
Tillandsia durangensis Rauh et Ehlers **(DGO)**
Tillandsia ehlersiana Rauh **(CHIS)** **(A)**
Tillandsia eistetteri Ehlers
** *Tillandsia eizii* L.B. Sm.
Tillandsia elizabethae Rauh
Tillandsia elusiva Pinzón, I. Ramírez et Carnevali **(CHIS)**
Tillandsia erubescens Schltdl.
Tillandsia escahuascensis Espejo, López-Ferr., Ceja et A. Mend. **(PUE)**
Tillandsia exserta Fernald
Tillandsia fascifolia Flores Cruz et Diego-Esc. **(GRO)**
Tillandsia ferrisiana L.B. Sm.
** *Tillandsia flabellata* Baker
Tillandsia flavobracteata Matuda **(VER)**
Tillandsia floresensis Ehlers **(CHIS)**
Tillandsia foliosa M. Martens et Galeotti
Tillandsia fresnilloensis W. Weber et Ehlers
Tillandsia fuchsii W. Till var. *fuchsii*
Tillandsia fuchsii W. Till var. *stephani* W. Till
Tillandsia glabrior (L.B. Sm.) López-Ferr., Espejo et I. Ramírez **(OAX)**
Tillandsia gracillima L.B. Sm. **(PUE)**
Tillandsia graebeneri Mez **(VER)**
** *Tillandsia grandis* Schltdl.
Tillandsia grandispica Ehlers **(GRO)**
Tillandsia grossispicata Espejo, López-Ferr. et W. Till
** *Tillandsia guatemalensis* L.B. Sm.
Tillandsia guenther-nolleri Ehlers
Tillandsia guerreroensis Rauh **(GRO)**
Tillandsia gymnobotrya Baker
Tillandsia hammeri Rauh et Ehlers
Tillandsia heterophylla E. Morren
Tillandsia hintoniana L.B. Sm.
Tillandsia huajuapanensis Ehlers et Lautner **(OAX)**
Tillandsia huamelulaensis Ehlers
Tillandsia hubertiana Matuda **(GRO)**
Tillandsia ilseana W. Till, Halbritter et Zecher **(GRO)**
Tillandsia imperialis E. Morren ex Mez **(A)**

Apéndice 1. Continuación.

Tillandsia inopinata Espejo, López-Ferr. et W. Till
Tillandsia intermedia Mez
Tillandsia intumescens L.B. Sm.
Tillandsia jaguactalensis I. Ramírez, Carnevali et F. Chi **(QROO)**
Tillandsia jaliscomonticola Matuda
Tillandsia jaliscopinicola L. Hrom. et P. Schneid. **(JAL)**
Tillandsia juerg-rutschmannii Rauh **(CHIS)**
Tillandsia kalmbacheri Matuda
Tillandsia karwinskyana Schult. et Schult.f.
Tillandsia kirchhoffiana Wittm.
Tillandsia klausii Ehlers **(CHIS)**
** *Tillandsia kolbii* W. Till et Schatzl
Tillandsia lagunaensis Ehlers **(OAX)**
** *Tillandsia lampropoda* L.B. Sm. var. *major* L.B. Sm. (**A**)
Tillandsia langlasseana Mez
Tillandsia laui Matuda
** *Tillandsia lautneri* Ehlers
Tillandsia leucolepis L.B. Sm. **(OAX)**
Tillandsia limbata Schltdl.
Tillandsia loma-blancae Ehlers et Lautner **(JAL)**
Tillandsia loxichaensis Ehlers **(OAX)**
** *Tillandsia lucida* E. Morren ex Baker
Tillandsia lydiae Ehlers **(GRO)**
Tillandsia macdougallii L.B. Sm.
Tillandsia macrochlamys Baker
** *Tillandsia macropetala* Wawra
Tillandsia macvaughii Espejo et López-Ferr.
Tillandsia magnispica Espejo et López-Ferr. **(OAX)**
** *Tillandsia magnusiana* Wittm.
Tillandsia makoyana Baker
Tillandsia makrinii L. Hrom. **(OAX)**
Tillandsia marabascoensis Ehlers et Lautner
Tillandsia maritima Matuda
** *Tillandsia mateoensis* Ehlers
** *Tillandsia matudae* L.B. Sm.
Tillandsia maya I. Ramírez et Carnevali **(YUC)**
Tillandsia may-patii I. Ramírez et Carnevali **(QROO)**
Tillandsia mazatlanensis Rauh **(SIN)**
Tillandsia mirabilis L. Hrom. **(GRO)**
Tillandsia mitlaensis W. Weber et Ehlers **(OAX)**
Tillandsia mixtecorum Ehlers et Koide **(OAX)**
Tillandsia mooreana L.B. Sm.
Tillandsia moronesensis Ehlers **(ZAC)**
Tillandsia nicolasensis Ehlers **(JAL)**
Tillandsia nidus Rauh et J. Lehm.
Tillandsia nolleriana Ehlers
Tillandsia novakii H. Luther **(VER)**
Tillandsia nuyooensis Ehlers **(OAX)**
Tillandsia oaxacana L.B. Sm.
Tillandsia occulta H. Luther **(SIN)**
** *Tillandsia orogenes* Standl. et L.O. Williams
Tillandsia ortgiesiana E. Morren ex Mez (**A**)
Tillandsia pacifica Ehlers **(JAL)**
Tillandsia pamelae Rauh **(JAL)**
Tillandsia paraisoensis Ehlers **(GRO)**
Tillandsia parryi Baker
Tillandsia penascoensis Ehlers et Lautner **(OAX)**
Tillandsia pentasticha Rauh et Wülfinghoff **(GRO)**
Tillandsia pinicola I. Ramírez et Carnevali **(OAX)**
Tillandsia polita L.B. Sm. var. *elongata* Ehlers (**A**)
** *Tillandsia polita* L.B. Sm. var. *polita* (**A**)
** *Tillandsia ponderosa* L.B. Sm. (**A**)
Tillandsia pringlei S. Watson
Tillandsia prodigiosa (Lem.) Baker
** *Tillandsia pseudobaileyi* C.S. Gardner ssp. *pseudobaileyi*
Tillandsia pseudobaileyi C.S. Gardner ssp. *yucatanensis* I. Ramírez, Carnevali et Olmsted
Tillandsia pseudooaxacana Ehlers
Tillandsia pseudosetacea Ehlers et Rauh **(OAX)**
Tillandsia pueblensis L.B. Sm. (**A**)
Tillandsia quaquaflorifera Matuda **(GRO)**
Tillandsia rayonesnsis Ehlers **(NL)**
Tillandsia rectifolia C.A. Wiley
** *Tillandsia remota* Wittm.
Tillandsia rettigiana Mez
Tillandsia rhodocephala Ehlers et Koide **(OAX)**
** *Tillandsia rodrigueziana* Mez
Tillandsia roland-gosselinii Mez **(COL)**
Tillandsia roseoscapa Matuda **(PUE)**
Tillandsia roseospicata Matuda
Tillandsia rothii Rauh
** *Tillandsia rotundata* (L.B. Sm.) C.S. Gardner

Apéndice 1. Continuación.

Tillandsia rubrispica Ehlers et Koide **(OAX)**
Tillandsia salmonea Ehlers **(CHIS)**
Tillandsia santosiae Ehlers **(OAX)**
Tillandsia schatzlii Rauh **(OAX)**
Tillandsia schusteri Rauh **(OAX)**
** *Tillandsia seleriana* Mez
Tillandsia sessemocinoi López-Ferr., Espejo et P. Blanco
Tillandsia setiformis Ehlers **(OAX)**
Tillandsia sierrahalensis Espejo et López-Ferr. **(JAL)**
Tillandsia socialis L.B. Sm. **(A)**
** *Tillandsia streptophylla* Scheidw. ex E. Morren
Tillandsia subinflata L.B. Sm. **(ZAC)**
Tillandsia suesilliae W.Till, López-Ferr. et Espejo
Tillandsia superinsignis Matuda **(MÉX)**
Tillandsia supermexicana Matuda var. *pendula* L. Hrom. **(OAX)**
Tillandsia supermexicana Matuda var. *saxicola* L. Hrom. **(GRO)**
Tillandsia supermexicana Matuda var. *supermexicana*
Tillandsia takizawae Ehlers et H. Luther **(PUE)**
Tillandsia taxcoensis Ehlers **(GRO)**
Tillandsia tehuacana I. Ramírez et Carnevali
Tillandsia teloloapanensis Ehlers et Lautner **(GRO)**
Tillandsia thyrsigera E. Morren ex Baker **(MÉX)**
Tillandsia tillii Ehlers **(JAL)**
Tillandsia tonalaensis Ehlers **(OAX)**
Tillandsia trauneri L. Hrom.
Tillandsia ulrici Ehlers **(OAX)**
** *Tillandsia velickiana* L.B. Sm.
** *Tillandsia velutina* Ehlers
Tillandsia ventanaensis Ehlers et Koide **(DGO)**
** *Tillandsia verapazana* Ehlers
Tillandsia vernardoi Rauh **(OAX)**
** *Tillandsia vicentina* Standl.
Tillandsia violacea Baker
** *Tillandsia viridiflora* (Beer) Baker
Tillandsia vriesioides Matuda **(CHIS)**
Tillandsia weberi L. Hrom. et P. Schneid. **(JAL)**
Tillandsia wuelfinghoffii Ehlers **(OAX)**
** *Tillandsia xerographica* Rohweder
Tillandsia yerba-santae Ehlers **(OAX)**
** *Tillandsia yunckeri* L.B. Sm.
Tillandsia yutaninoensis Ehlers et Lautner **(OAX)**
Tillandsia zacualpanensis Ehlers et Wülfingh. **(MÉX)**
Tillandsia zaragozaensis Ehlers **(NL)**
Tillandsia zoquensis Ehlers **(CHIS)**
Ursulaea macvaughii (L.B. Sm.) Read et Baensch
Ursulaea tuitensis (Magaña et E.J. Lott) Read et Baensch
Viridantha atroviridipetala (Matuda) Espejo
Viridantha curvifolia (Ehlers et Rauh) López-Ferr. et Espejo
Viridantha ignesiae (Mez) Espejo
Viridantha lepidosepala (L.B. Sm.) Espejo
Viridantha mauryana (L.B. Sm.) Espejo
Viridantha plumosa (Baker) Espejo
Viridantha tortilis (Klotzsch ex Baker) Espejo
Vriesea malzinei E. Morren **(A)**
** *Werauhia noctiflorens* Krömer, Espejo, López-Ferr. et Acebey
Werauhia nocturna (Matuda) J.R. Grant
** *Werauhia pectinata* (L.B. Sm.) J.R. Grant
** *Werauhia pycnantha* (L.B. Sm.) J.R. Grant
Werauhia vanhyningii (L.B. Sm.) J.R. Grant

Commelinaceae
Callisia fragrans (Lindl.) Woodson
** *Callisia gentlei* Matuda var. *elegans* (Alexander) D.R. Hunt
** *Callisia gentlei* Matuda var. *gentlei*
Callisia gentlei Matuda var. *macdougallii* (Miranda) D.R. Hunt **(CHIS)**
Callisia hintoniorum B.L. Turner **(NL)**
Callisia insignis C.B. Clarke
Callisia laui (D.R. Hunt) D.R. Hunt
* *Callisia micrantha* (Torr.) D.R. Hunt
** *Callisia multiflora* (M. Martens et Galeotti) Standl.
Callisia navicularis (Ortgies) D.R. Hunt
** *Callisia soconucensis* Matuda
Callisia tehuantepecana Matuda **(OAX)**
** *Callisia warscewicziana* (Kunth et Bouché) D.R. Hunt
Commelina bambusifolia Matuda **(MÉX)**
Commelina bravoa Matuda

Apéndice 1. Continuación.

Commelina congestispatha López-Ferr., Espejo et Ceja
* *Commelina dianthifolia* Delile
Commelina jaliscana Matuda
Commelina nivea López-Ferrari, Espejo et Ceja **(DGO)**
Commelina pallida Willd.
Commelina queretarensis López-Ferr., Espejo et Ceja **(QRO)**
Commelina ramosissima López-Ferr., Espejo et Ceja **(GTO)**
Commelina rzedowskii López-Ferrari, Espejo et Ceja **(MÉX)**
Commelina scabra Benth.
Commelina socorrogonzaleziae Espejo et López-Ferr.
Gibasis chihuahuensis (Standl.) Rohweder
Gibasis consobrina D.R. Hunt
Gibasis gypsophila B.L. Turner **(NL)**
Gibasis hintoniorum B.L. Turner **(NL)**
Gibasis karwinskyana (Schult. et Schult.f.) Rohweder ssp. *karwinskyana*
Gibasis karwinskyana (Schult. et Schult.f.) Rohweder ssp. *palmeri* D.R. Hunt
Gibasis linearis (Benth.) Rohweder ssp. *linearis*
Gibasis linearis (Benth.) Rohweder ssp. *rhodantha* (Torr.) D.R. Hunt
Gibasis lundellii (Standl.) López-Ferr. et Espejo
Gibasis matudae D.R. Hunt
Gibasis oaxacana D.R. Hunt **(OAX)**
** *Gibasis pellucida* (M. Martens et Galeotti) D.R. Hunt
Gibasis pulchella (Kunth) Raf.
** *Gibasis triflora* (M. Martens et Galeotti) D. R. Hunt
Gibasis venustula (Kunth) D.R. Hunt ssp. *peninsulae* D.R. Hunt **(BCS)**
Gibasis venustula (Kunth) D.R. Hunt ssp. *robusta* D.R. Hunt
Gibasis venustula (Kunth) D.R. Hunt ssp. *venustula*
Gibasoides laxiflora (C.B. Clarke) D.R. Hunt
Matudanthus nanus (M. Martens et Galeotti) D.R. Hunt **(OAX)**
Thyrsanthemum floribundum (M. Martens et Galeotti) Pichon
Thyrsanthemum goldianum D.R. Hunt
Thyrsanthemum macrophyllum (Greenm.) Rohweder
Tinantia macrophylla S. Watson
Tinantia pringlei (S. Watson) Rohweder
Tradescantia andrieuxii C.B. Clarke
Tradescantia brachyphylla Greenm.
* *Tradescantia brevifolia* (Torr.) Rose
* *Tradescantia buckleyi* (I.M. Johnst.) D.R. Hunt
Tradescantia burchii D.R. Hunt **(JAL)**
Tradescantia crassifolia Cav. ssp. *acaulis* (M. Martens et Galeotti) C.B. Clarke
*** *Tradescantia crassifolia* Cav. ssp. *crassifolia*
Tradescantia exaltata D.R. Hunt
Tradescantia gentryi D.R. Hunt **(SIN)**
** *Tradescantia guatemalensis* C.B. Clarke
Tradescantia guiengolensis Matuda **(OAX)**
Tradescantia gypsophila B.L. Turner
Tradescantia hirta D.R. Hunt
** *Tradescantia huehueteca* (Standl. et Steyerm.) D.R. Hunt
* *Tradescantia leiandra* Torr.
Tradescantia llamasii Matuda **(MÉX)**
Tradescantia macvaughii D.R. Hunt
Tradescantia masonii Matuda **(SIN)**
Tradescantia maysillesii Matuda **(DGO)**
Tradescantia mirandae Matuda **(GRO)**
Tradescantia monosperma Brandegee
Tradescantia nuevoleonensis Matuda
Tradescantia orchidophylla Rose et Hemsl.
Tradescantia peninsularis Brandegee **(BCS)**
* *Tradescantia pinetorum* Greene
Tradescantia plusiantha Standl.
Tradescantia pygmaea D.R. Hunt **(DGO)**
Tradescantia rozynskii Matuda
Tradescantia sillamontana Matuda **(NL)**
Tradescantia stenophylla Brandegee
Tradescantia tepoxtlana Matuda
* *Tradescantia wrightii* Rose et Bush
** *Tradescantia zebrina* hort. ex Bosse var. *flocculosa* (G. Brückn.) D.R. Hunt
Tradescantia zebrina hort. ex Bosse var. *mollipila* D.R. Hunt **(CHIS)**
Tripogandra amplexans Handlos
** *Tripogandra amplexicaulis* (Klotzsch ex C.B. Clarke) Woodson

Apéndice 1. Continuación.

** *Tripogandra angustifolia* (B.L. Rob.) Woodson
** *Tripogandra disgrega* (Kunth) Woodson
** *Tripogandra grandiflora* (Donn. Sm.) Woodson
Tripogandra guerrerensis Matuda
Tripogandra kruseana Matuda **(GRO)**
** *Tripogandra montana* Handlos
Tripogandra palmeri (Rose) Woodson
Tripogandra saxicola (Greenm.) Woodson
Tripogandra silvatica Handlos **(VER)**
** *Weldenia candida* Schult.f.

Convallariaceae
** *Maianthemum amoenum* (H.L. Wendl.) LaFrankie
Maianthemum comaltepecense Espejo, López-Ferr. et Ceja **(OAX)**
** *Maianthemum flexuosum* (Bertol.) LaFrankie
** *Maianthemum gigas* (Woodson) LaFrankie var. *crassipes* (Standl. et Steyerm.) LaFrankie
Maianthemum macrophyllum (M. Martens et Galeotti) LaFrankie **(VER)**
Maianthemum mexicanum García Arév. **(DGO)**
** *Maianthemum salvinii* (Baker) LaFrankie
** *Maianthemum scilloideum* (M. Martens et Galeotti) LaFrankie

Costaceae
Costus dirzoi García-Mend. et G. Ibarra **(VER)**

Cyclanthaceae
** *Asplundia labela* (R.E. Schult.) Harling
Asplundia liebmannii Harling
** *Dicranopygium gracile* (Liebm. ex Matuda) Harling

Cyperaceae
Bulbostylis arcuata Kral
Bulbostylis nesiotica (I.M. Johnst.) Fernald **(COL)**
Bulbostylis schaffneri (Boeck.) C.B. Clarke
Bulbostylis sepiacea Kral **(COL)**
** *Bulbostylis trilobata* Kral
** *Carex anisostachys* Liebm.
Carex arsenei Kük.
Carex asynchrona Naczi **(TAM)**
Carex atractodes F.J. Herm.
Carex austromexicana Reznicek **(OAX)**
** *Carex aztecica* Mack.
Carex ballsii Nelmes **(VER)**
Carex boliviensis van Heurck et Muell. Arg ssp. *occidentalis* Reznicek et S. González
** *Carex brunnipes* Reznicek
Carex caeligena Reznicek **(TAM)**
* *Carex caxinensis* F.J. Herm.
Carex chiapensis F.J. Herm.
Carex chihuahuensis Mack. **(CHIH)**
Carex cochranei Reznicek
** *Carex complanata* Torr. et Hook. ssp. *tropicalis* Reznicek et S. González
Carex congestiflora Reznicek et S. González **(CHIS)**
Carex conspecta Mack.
** *Carex cortesii* Liebm.
Carex coulteri W. Boott ex Hemsl.
Carex curviculmis Reznicek **(CHIS)**
Carex distentiformis F.J. Herm. **(CHIS)**
Carex durangensis Reznicek et S. González **(DGO)**
** *Carex endlichii* Kük.
Carex evadens S. González et Reznicek **(QRO)**
Carex festivelloides Reznicek **(CHIH)**
Carex flexirostris Reznicek **(OAX)**
Carex fructus Reznicek **(TAM)**
Carex fuscolutea Boeck. **(SLP)**
*** *Carex geophila* Mack.
Carex hermannii Cochrane
** *Carex huehueteca* Standl. et Steyerm.
Carex hultenii Aspl.
Carex interjecta Reznicek **(MOR)**
Carex ixtapalucensis S. González ex Reznicek **(MÉX)**
Carex lagunensis M.E. Jones
* *Carex leucodonta* Holm
Carex longicaulis Boeck.
Carex longissima M.E. Jones **(BCS)**
Carex mackenziana Weath. **(NL)**
Carex madrensis L.H. Bailey
Carex marianensis Stacey
Carex mcvaughii Reznicek **(JAL)**
** *Carex melanosperma* Liebm.
Carex michoacana Reznicek, Hipp et S. González **(MICH)**

Apéndice 1. Continuación.

Carex novogaliciana Reznicek **(JAL)**
** *Carex orizabae* Liebm.
Carex percostata F.J. Herm.
Carex perlonga Fernald
** *Carex pertenuis* L.H. Bailey
** *Carex peucophila* Holm
Carex pinophila Reznicek et S. González **(QRO)**
* *Carex planostachys* Kunze
Carex potosina Hemsl.
Carex pringlei L.H. Bailey
** *Carex psilocarpa* Steud.
Carex pubigluma Reznicek **(CHIS)**
Carex queretarensis Reznicek et S. González **(QRO)**
Carex rhynchoperigynium S.D. Jones et Reznicek **(HGO)**
Carex rzedowskii Reznicek et S. González **(MICH)**
Carex schaffneri Boeck.
Carex schiedeana Kunze
Carex spissa L.H. Bailey var. *seatoniana* (L.H. Bailey) Kük.
** *Carex steyermarkii* Standl.
Carex tenejapensis Reznicek et S. González **(CHIS)**
Carex tolucensis (F.J. Herm.) Reznicek **(MÉX)**
** *Carex townsendii* Mack.
Carex tuberculata Liebm.
** *Carex tunimanensis* Standl. et Steyerm.
Carex turbinata Liebm.
Carex vallicola Dewey var. *hidalgensis* F.J. Herm.
* *Carex wootonii* Mack.
** *Carex xalapensis* Kunth
Cyperus arsenei O'Neill et Ben. Ayers
Cyperus breedlovei G.C. Tucker **(CHIS)**
Cyperus calderoniae S. González
Cyperus ciliatus Jungh.
Cyperus dioicus I.M. Johnst. **(BCS)**
* *Cyperus dipsaceus* Liebm.
Cyperus duripes I.M. Johnst. **(COL)**
* *Cyperus fendlerianus* Boeck.
* *Cyperus hypopitys* G.C. Tucker
** *Cyperus lentiginosus* Millsp. et Chase
** *Cyperus lundellii* O'Neill
Cyperus matudae G.C. Tucker **(CHIS)**
** *Cyperus megalanthus* (Kük.) G.C. Tucker
Cyperus michoacanensis Britton ex C.B. Clarke
Cyperus nayaritensis G.C. Tucker
Cyperus penicillatus Conz. **(OAX)**
Cyperus pennellii O'Neill et Ben. Ayers var. *australis* S. González et Rzed.
Cyperus pennellii O'Neill et Ben. Ayers var. *pennellii* **(DGO)**
* *Cyperus perennis* (M.E. Jones) O'Neill
Cyperus pycnostachyus (Kunth) Kunth
Cyperus sanguineo-ater Boeck.
Cyperus schaffneri Boeck.
** *Cyperus semiochraceus* Boeck.
* *Cyperus sphaerolepis* Boeck.
** *Cyperus svensonii* G.C. Tucker
Cyperus tempeae G.C. Tucker
Cyperus wilburii G.C. Tucker **(OAX)**
Cypringlea analecta (Beetle) M.T. Strong
Cypringlea coahuilensis (Svenson) M.T. Strong **(COAH)**
Cypringlea evadens (C.D. Adams) Reznicek et S. González
Eleocharis arsenifera S. González, J.A. Tena et T. Alarcón **(CHIH)**
* *Eleocharis brachycarpa* Svenson
* *Eleocharis cancellata* S. Watson
Eleocharis cryptica Saarela, P.M. Petersen, S. González et D.J. Rosen **(DGO)**
Eleocharis densa Benth.
Eleocharis gonzaleziae D.J. Rosen **(DGO)**
Eleocharis ignota S. González et Reznicek **(JAL)**
Eleocharis moorei M. Strong et S. González
Eleocharis reznicekii S. González, D.J. Rosen, R. Carter et P.M. Petersen **(DGO)**
Eleocharis rzedowskii S. González **(NL)**
Eleocharis subcancellata C.B. Clarke **(JAL)**
Eleocharis svensoniana S. González
Eleocharis tenarum S. González et M. González
** *Eleocharis urceolata* (Liebm.) Svenson
Eleocharis yecorensis Roalson
Fimbristylis argillicola Kral
Fimbristylis mexicana Palla
Fimbristylis pentastachya Boeck.
Fuirena repens Boeck.
Fuirena stephani Ramos et Diego **(CAM)**
Karinia mexicana (C.B. Clarke ex Britton) Reznicek et McVaugh

Apéndice 1. Continuación.

Pycreus aschenbornianus (Boeck.) C.B. Clarke
Rhynchospora angosturensis W.W. Thomas **(SLP)**
Rhynchospora aristata Boeck. var. *suberecta* Kük.
Rhynchospora durangensis Kral et W.W. Thomas **(DGO)**
Rhynchospora jaliscensis McVaugh **(JAL)**
Rhynchospora jubata Liebm.
Rhynchospora oaxacana Kral et W.W. Thomas
Rhynchospora rosae W.W. Thomas **(CHIS)**
Rhynchospora zacualtipanensis M. Strong **(HGO)**
Scleria bourgeaui Boeck.
Scleria hirta Boeck. **(VER)**
** *Scleria scabriuscula* Schltdl.
** *Scleria schiedeana* Schltdl.

Dioscoreaceae
** *Dioscorea bartlettii* C.V. Morton
Dioscorea berenicea McVaugh **(JAL)**
** *Dioscorea carpomaculata* O. Téllez et B.G. Schub. var. *carpomaculata*
Dioscorea carpomaculata O. Téllez et B.G. Schub. var. *cinerea* (Uline) O. Téllez et B.G. Schub.
** *Dioscorea chiapasensis* Matuda
Dioscorea convolvulacea Schltdl. et Cham. ssp. *grandifolia* (Schltdl.) Uline ex R. Knuth
Dioscorea conzattii R. Knuth **(OAX)**
Dioscorea cruzensis R. Knuth **(VER)**
Dioscorea cyphocarpa B.L. Rob. ex R. Knuth
** *Dioscorea dodecasemina* Caddick et Wilkin
Dioscorea dugesii B.L. Rob.
** *Dioscorea escuintlensis* Matuda
Dioscorea fasciculocongesta (Sosa et B.G. Schub.) O. Téllez
** *Dioscorea floribunda* M. Martens et Galeotti
Dioscorea galeottiana Kunth
Dioscorea gallegosii Matuda
** *Dioscorea gomez-pompae* O. Téllez
Dioscorea guerrerensis R. Knuth
Dioscorea hintonii R. Knuth **(MÉX)**
Dioscorea igualamontana Matuda **(GRO)**
Dioscorea insignis C.V. Morton et B.G. Schub.
Dioscorea jaliscana S. Watson
Dioscorea juxtlahuacensis (O. Téllez et Dávila) Caddick et Wilkin **(OAX)**
Dioscorea longirhiza Caddick et Wilkin **(GRO)**
Dioscorea longituba Uline
Dioscorea matudae O. Téllez et B.G. Schub. **(QRO)**
Dioscorea mcvaughii B.G. Schub. **(NAY)**
Dioscorea mesoamericana O. Téllez et Mart.-Rodr.
Dioscorea militaris B.L. Rob.
Dioscorea minima B.L. Rob. et Seaton
Dioscorea mitis C.V. Morton
Dioscorea morelosana (Uline) Matuda
Dioscorea multinervis Benth.
** *Dioscorea nelsonii* Uline ex R. Knuth
Dioscorea nematodes Uline ex R. Knuth
Dioscorea oaxacensis Uline **(OAX)**
Dioscorea omiltemensis O. Téllez et B.G. Schub. **(GRO)**
Dioscorea oreodoxa B.G. Schub. **(COL)**
Dioscorea orizabensis Uline ex R. Knuth
Dioscorea pallens Schltdl.
Dioscorea palmeri R. Knuth **(COL)**
Dioscorea pantojensis R. Knuth **(MÉX)**
Dioscorea platycolpota Uline ex B.L. Rob.
Dioscorea plumifera B.L. Rob.
Dioscorea pringlei B.L. Rob.
Dioscorea pumicicola Uline **(MOR)**
Dioscorea remotiflora Kunth
Dioscorea sanchez-colinii Matuda
Dioscorea sessiliflora McVaugh **(NAY)**
Dioscorea spiculoides Matuda **(VER)**
Dioscorea subtomentosa Miranda
Dioscorea sumiderensis B.G. Schub. et O. Téllez **(CHIS)**
** *Dioscorea tacanensis* Lundell
Dioscorea tancitarensis Matuda **(MICH)**
Dioscorea temascaltepecensis R. Knuth **(MÉX)**
Dioscorea tubiperianthia Matuda **(MÉX)**
Dioscorea ulinei Greenm. ex R. Knuth
Dioscorea urceolata Uline
Dioscorea uruapanensis Matuda **(MICH)**

Eriocaulaceae
Eriocaulon benthamii Kunth
** *Eriocaulon bilobatum* Morong

Apéndice 1. Continuación.

Eriocaulon capitulatum Moldenke
** *Eriocaulon ehrenbergianum* Klotzsch ex Körn.
Eriocaulon guadalajarense Ruhland **(JAL)**
Eriocaulon jaliscanum S. Watson
Eriocaulon mexicanum Moldenke **(JAL)**
Eriocaulon palmeri Ruhland **(DGO)**
Eriocaulon pringlei S. Watson **(CHIH)**
Eriocaulon schiedeanum Körn.
Eriocaulon tepicanum Moldenke **(NAY)**
Paepalanthus chiapensis Moldenke **(CHIS)**
Paepalanthus mellii Moldenke **(VER)**
Syngonanthus davidsei Huft **(CHIS)**

Heliconiaceae
** *Heliconia adflexa* (Griggs) Standl.
** *Heliconia bourgeana* Petersen
** *Heliconia collinsiana* Griggs
** *Heliconia librata* Griggs
Heliconia mooreana R.R. Sm.
** *Heliconia schiedeana* Klotzsch
Heliconia uxpanapensis C. Gut.-Báez

Hyacinthaceae
Hemiphylacus alatostylus L. Hern.
Hemiphylacus hintoniorum L. Hern. **(NL)**
Hemiphylacus latifolius S. Watson **(COAH)**
Hemiphylacus mahindae L. Hern.
Hemiphylacus novogalicianus L. Hern. **(AGS)**

Hypoxidaceae
Hypoxis colliculata Sánckez-Ken
Hypoxis lucens McVaugh
Hypoxis mexicana Schult. et Schult.f.
Hypoxis potosina Brackett
Hypoxis pulchella G.L. Nesom
Hypoxis tepicensis Brackett

Iridaceae
Ainea conzattii (R.C. Foster) Ravenna **(OAX)** **(A)**
* *Alophia drummondii* (Graham) R.C. Foster
Alophia intermedia (Ravenna) Goldblatt **(SIN)**
Alophia veracruzana Goldblatt et T.M. Howard **(VER)**
Calydorea longispatha (Herb.) Baker var. *longispatha*
Calydorea mexicana (R.C. Foster) Goldblatt et Henrich **(MÉX)**
Colima convoluta (Ravenna) Aarón Rodr. et L. Ortiz-Cat.
Colima tuitensis Aarón Rodr. et L. Ortiz-Cat. **(JAL)**
Cypella mexicana C.V. Morton et R.C. Foster
Cypella rosei R.C. Foster
Fosteria oaxacana Molseed **(OAX)** **(A)**
Nemastylis tenuis (Herb.) Baker var. *caerulescens* (Greenm.) R.C. Foster **(MOR)**
Nemastylis tenuis (Herb.) Baker var. *nana* (S. Watson) R.C. Foster
Nemastylis tenuis (Herb.) Baker var. *pringlei* (S. Watson) R.C. Foster
Nemastylis tenuis (Herb.) Baker var. *purpusii* R.C. Foster **(SLP)**
** *Nemastylis tenuis* (Herb.) Baker var. *tenuis*
Orthrosanthus exsertus (R.C. Foster) Ravenna
Rigidella flammea Lindl. **(MICH)** **(Pr)**
** *Rigidella immaculata* Herb.
Rigidella inusitata Cruden **(GRO)** **(Pr)**
** *Rigidella orthantha* Lem. **(Pr)**
Sessilanthera citrina Cruden **(GRO)**
Sessilanthera heliantha (Ravenna) Cruden **(Pr)**
** *Sessilanthera latifolia* (Weath.) Molseed et Cruden
Sisyrinchium abietum McVaugh **(JAL)**
Sisyrinchium angustissimum (B.L. Rob. et Greenm.) Greenm. et C.H. Thomps.
Sisyrinchium arguellesiae Ceja, Espejo et López-Ferr.
* *Sisyrinchium arizonicum* Rothr.
*** *Sisyrinchium biforme* E.P. Bicknell
Sisyrinchium bracteatum Greenm. **(OAX)**
Sisyrinchium cernuum (E.P. Bicknell) Kearney
Sisyrinchium cholewae Espejo, López-Ferr. et Ceja **(DGO)**
Sisyrinchium conzattii Calderón et Rzed.
Sisyrinchium coulterianum Klatt **(HGO)**
* *Sisyrinchium demissum* Greene
** *Sisyrinchium exalatum* B.L. Rob. et Greenm.
Sisyrinchium guanajuatense Ceja, Espejo et López-Ferr. **(GTO)**
Sisyrinchium hintoniorum G.L. Nesom **(NL)**
Sisyrinchium longipes (E.P. Bicknell) Kearney et Peebles

Apéndice 1. Continuación.

Sisyrinchium longispathum Conz.
Sisyrinchium macrophyllum Greenm.
Sisyrinchium microbracteatum G.L. Nesom **(NL)**
Sisyrinchium novoleonense G.L. Nesom et L. Hern.
Sisyrinchium palmeri Greenm.
Sisyrinchium parvum (E.P. Bicknell) Espejo et López-Ferr. **(COAH)**
Sisyrinchium planicola Ceja et Cholewa **(OAX)**
Sisyrinchium platyphyllum S. Watson **(JAL)**
Sisyrinchium polycladon B.L. Rob. et Greenm.
Sisyrinchium pringlei B.L. Rob. et Greenm.
Sisyrinchium quadrangulatum Klatt
Sisyrinchium scabrum Schltdl. et Cham.
Sisyrinchium schaffneri S. Watson
Sisyrinchium serrulatum (E.P. Bicknell) Espejo et López Ferr.
** *Sisyrinchium subcernuum* (E.P. Bicknell) Henrich et Goldblatt
Sisyrinchium tolucense Peyr.
Sisyrinchium translucens (E.P. Bicknell) Espejo et López Ferr. **(BCS)**
Sisyrinchium zamudioi Espejo, López-Ferr. et Ceja **(SLP)**
Tigridia alpestris Molseed
Tigridia amatlanensis Aarón Rodr. et García-Mend. **(OAX)**
Tigridia augusta Drapiez
Tigridia bicolor Molseed **(OAX)** **(Pr)**
Tigridia catarinensis Cruden **(SLP)**
Tigridia chiapensis Molseed ex Cruden **(CHIS)**
Tigridia chrysantha Cruden et S.J. Walker **(JAL)**
Tigridia dugesii S. Watson
Tigridia durangensis Molseed ex Cruden **(DGO)**
Tigridia ehrenbergii (Schltdl.) Molseed
Tigridia estelae López-Ferr. et Espejo **(DGO)**
Tigridia galanthoides Molseed
Tigridia gracielae Aarón Rodr. et L. Ortiz-Cat. **(MÉX)**
** *Tigridia hallbergii* Molseed
Tigridia hintonii Molseed **(GRO)** **(Pr)**
Tigridia huajuapanensis Molseed ex Cruden **(Pr)**
Tigridia illecebrosa Cruden
Tigridia mariaetrinitatis Espejo et López-Ferr. **(OAX)**
Tigridia martinezii Calderón **(HGO)**
Tigridia matudae Molseed **(MÉX)**
** *Tigridia meleagris* (Lindl.) G. Nicholson
Tigridia mexicana Molseed
** *Tigridia molseediana* Ravenna
Tigridia mortonii Molseed **(MÉX)**
Tigridia multiflora (Herb.) Ravenna
** *Tigridia pavonia* (L.f.) DC.
Tigridia potosina López-Ferr. et Espejo **(SLP)**
Tigridia pugana Aarón Rodr. et L. Ortiz-Cat. **(JAL)**
Tigridia pulchella B.L. Rob.
Tigridia purpusii Molseed **(PUE)**
Tigridia rzedowskiana Aarón Rodr. et L. Ortiz-Cat. **(QRO)**
** *Tigridia seleriana* (Loes.) Ravenna
Tigridia suarezii Aarón Rodr. et L. Ortiz-Cat. **(JAL)**
Tigridia tepoxtlana Ravenna **(MOR)**
Tigridia vanhouttei (Baker) Espejo et López Ferr. ssp. *roldanii* Molseed **(HGO)**
Tigridia vanhouttei (Baker) Espejo et López Ferr. ssp. *vanhouttei*
Tigridia venusta Cruden **(MICH)**
Trimezia sobolifera Ravenna

Juncaceae
** *Juncus aemulans* Liebm.
Juncus albicans Fernald **(CHIH)**
Juncus chiapasensis Balslev **(CHIS)**
** *Luzula caricina* E. Mey.

Liliaceae
Calochortus balsensis García-Mend.
Calochortus barbatus (Kunth) J.H. Painter ssp. *barbatus*
Calochortus barbatus (Kunth) J.H. Painter ssp. *chihuahuanus* J.H. Painter
Calochortus cernuus J.H. Painter
Calochortus exilis J.H. Painter **(HGO)**
Calochortus foliosus Ownbey **(MICH)** **(Pr)**
Calochortus fuscus Schult.f.
** *Calochortus ghiesbreghtii* S. Watson
Calochortus hartwegii Benth.
Calochortus hintonii Bullock ex Ownbey **(MÉX)**
Calochortus marcellae G.L. Nesom

Apéndice 1. Continuación.

Calochortus mendozae Espejo, López-Ferr. et Ceja **(SLP)**
Calochortus nigrescens Ownbey (**Pr**)
Calochortus pringlei B.L. Rob.
Calochortus purpureus (Kunth) Baker
Calochortus venustulus Greene

Marantaceae
Calathea atropurpurea Matuda
Calathea leonoriae Lascur., H. Oliva et Avendaño **(VER)**
** *Calathea matudae* H. Kenn. et Ganders
Calathea misantlensis Lascur. **(VER)**
Calathea ovandensis Matuda
** *Calathea soconuscum* Matuda
Calathea sousandreana H. Kenn. et Ganders
Stromanthe popolucana Cast.-Campos, Vovides et Vázq. Torres **(VER)**

Melanthiaceae
Anticlea frigida (Schltdl. et Cham.) Zomlefer et Judd
Anticlea hintoniorum (B.L. Turner) Zomlefer et Judd
Anticlea neglecta (Espejo, López-Ferr. et Ceja) Zomlefer et Judd
* *Anticlea virescens* (Kunth) Rydb. (**Pr**)
** *Anticlea volcanica* (Benth.) Baker
Schoenocaulon calcicola Greenm. **(OAX)**
Schoenocaulon caricifolium (Schltdl.) A. Gray
Schoenocaulon comatum Brinker
Schoenocaulon conzattii Brinker **(OAX)**
Schoenocaulon framei Zomlefer et Judd
Schoenocaulon ghiesbreghtii Greenm.
Schoenocaulon ignigenum Frame
Schoenocaulon intermedium Baker
Schoenocaulon jaliscense Greenm. var. *jaliscense* (**Pr**)
Schoenocaulon jaliscense Greenm. var. *regulare* (Brinker) Frame (**Pr**)
Schoenocaulon macrocarpum Brinker
Schoenocaulon madidorum Frame
Schoenocaulon megarrhizum M.E. Jones
Schoenocaulon mortonii Brinker
Schoenocaulon oaxacense (Frame) Zomlefer et Judd **(OAX)**
Schoenocaulon obtusum Brinker **(HGO)**
Schoenocaulon pellucidum Frame
Schoenocaulon plumosum Frame
Schoenocaulon pringlei Greenm. (**Pr**)
Schoenocaulon rzedowskii Frame
Schoenocaulon tenorioi Frame
Schoenocaulon tenue Brinker
Schoenocaulon tenuifolium (M. Martens et Galeotti) B.L. Rob. et Greenm.
* *Schoenocaulon texanum* Scheele
Schoenocaulon tigrense Frame **(JAL)**

Nolinaceae
Beaucarnea compacta L. Hern. et Zamudio **(GTO)**
** *Beaucarnea goldmanii* Rose (**A**)
Beaucarnea gracilis Lem. (**A**)
Beaucarnea hiriartiae L. Hern. **(GRO)** (**A**)
** *Beaucarnea pliabilis* (Baker) Rose (**A**)
Beaucarnea recurvata Lem. (**A**)
Beaucarnea sanctomariana L. Hern. **(OAX)** (**A**)
Beaucarnea stricta Lem. (**A**)
Calibanus glassianus L. Hern. et Zamudio **(GTO)**
Calibanus hookeri (Lem.) Trel. (**A**)
Dasylirion acrotriche (Schiede) Zucc. (**A**)
Dasylirion berlandieri S. Watson **(NL)** (**Pr**)
Dasylirion cedrosanum Trel.
Dasylirion gentry Bogler
Dasylirion glaucophyllum Hook. **(HGO)**
Dasylirion graminifolium (Zucc.) Karw. et Zucc.
* *Dasylirion leiophyllum* Engelm. ex Trel.
Dasylirion longissimum Lem. (**A**)
Dasylirion longistylum J.F. MacBr. **(SLP)**
Dasylirion lucidum Rose
Dasylirion miquihuanense Bogler
Dasylirion occidentalis Bogler ex Hochstätter **(AGS)**
Dasylirion palaciosii Rzed. **(SLP)**
Dasylirion parryanum Trel. **(SLP)**
Dasylirion quadrangulatum S. Watson (**A**)
Dasylirion sereke Bogler **(CHIH)**
Dasylirion serratifolium (Karw.) Zucc. **(OAX)**
Dasylirion simplex Trel. **(DGO)**
* *Dasylirion texanum* Scheele
* *Dasylirion wheeleri* S. Watson

Apéndice 1. Continuación.

Nolina azureogladiata D. Donati **(OAX)**
Nolina beldingii Brandegee **(BCS)**
* *Nolina bigelovii* (Torr.) S. Watson
Nolina cespitifera Trel.
Nolina durangensis Trel.
Nolina elegans Rose
* *Nolina erumpens* (Torr.) S. Watson
Nolina hibernica Hochstätter et D. Donati **(TAM)**
Nolina humilis S. Watson
Nolina juncea (Zucc.) J.F. MacBr.
Nolina longifolia (Karw.) Hemsl.
Nolina matapensis Wiggins **(SON)**
Nolina micrantha I.M. Johnst.
* *Nolina microcarpa* S. Watson
Nolina nelsonii Rose **(TAM)**
Nolina palmeri S. Watson **(BC)**
Nolina parviflora (Kunth) Hemsl.
Nolina pumila Rose
Nolina rigida (Brongn.) Trel.
* *Nolina texana* S. Watson

Orchidaceae

** *Acianthera angustifolia* (Lindl.) Luer
** *Acianthera angustisepala* (Ames et Correll) Pridgeon et M.W. Chase
** *Acianthera breedlovei* Soto Arenas, Solano et Salazar
Acianthera chrysantha (Lindl.) Pridgeon et M.W. Chase
Acianthera eximia (L.O. Williams) Solano **(OAX)** **(A)**
Acianthera greenwoodii Soto Arenas **(OAX)**
Acianthera hartwegiifolia (H. Wendl. et Kraenzl.) Solano et Soto Arenas
Acianthera majakoluckae Soto Arenas et Solano
Acianthera martinezii (Luer) Luer **(CHIS)**
Acianthera obscura (A. Rich. et Galeotti) Pridgeon et M.W. Chase
Acianthera sotoana Solano
** *Acianthera tikalensis* (Correll et C. Schweinf.) Pridgeon et M.W. Chase
Acianthera unguicallosa (Ames et C. Schweinf.) Solano **(COL)** **(Pr)**
** *Acianthera violacea* (A. Rich. et Galeotti) Pridgeon et M.W. Chase **(Pr)**
** *Acineta barkeri* (Bateman) Lindl. **(A)**
Acineta hagsateri Salazar et Soto Arenas **(GRO)**
** *Acineta salazarii* Soto Arenas
Alamania punicea Lex. ssp. *greenwoodiana* Soto Arenas et R. Jiménez
Alamania punicea Lex. ssp. *punicea*
** *Anathallis comayaguensis* (Ames) Pridgeon et M.W. Chase
Anathallis greenwoodii Soto Arenas et Salazar **(OAX)**
Anathallis involuta (L.O. Williams) Solano et Soto Arenas
** *Anathallis lewisae* (Ames) Solano et Soto Arenas
** *Anathallis minutalis* (Lindl.) Pridgeon et M.W. Chase
Anathallis oblanceolata (L.O. Williams) Solano et Soto Arenas **(A)**
Anathallis scariosa (Lex.) Pridgeon et M.W. Chase
Arpophyllum laxiflorum Pfitzer
** *Arpophyllum medium* Rchb.f.
Arpophyllum spicatum Lex.
Artorima erubescens (Lindl.) Dressler et G.E. Pollard
** *Aulosepalum hemichrea* (Lindl.) Garay
** *Aulosepalum nelsonii* (Greenm.) Garay
Aulosepalum oestlundii (Burns-Bal.) Catling **(GRO)**
** *Aulosepalum pyramidale* (Lindl.) M.A. Dix et M.W. Dix
Aulosepalum ramentaceum (Lindl.) Garay
Aulosepalum riodelayense (Burns-Bal.) Salazar **(OAX)**
Aulosepalum tenuiflorum (Greenm.) Garay
Barkeria barkeriola Rchb.f.
Barkeria dorotheae Halb. **(A)**
Barkeria fritz-halbingeriana Soto Arenas **(OAX)**
Barkeria melanocaulon A. Rich. et Galeotti **(OAX)** **(A)**
Barkeria naevosa (Lindl.) Schltr.
Barkeria palmeri (Rolfe) Schltr.
Barkeria scandens (Lex.) Dressler et Halb. **(Pr)**
Barkeria shoemakeri Halb. **(Pr)**
** *Barkeria skinneri* (Bateman ex Lindl.) A. Rich. et Galeotti **(Pr)**
** *Barkeria spectabilis* Bateman ex Lindl.

Apéndice 1. Continuación.

Barkeria strophinx (Rchb.f.) Halb. **(MICH)** **(A)**
Barkeria uniflora (Lex.) Dressler et Halb.
Barkeria vanneriana Rchb.f.
Barkeria whartoniana (C. Schweinf.) Soto Arenas **(OAX)** **(Pr)**
** *Beloglottis mexicana* Garay et Hamer
Bletia adenocarpa Rchb.f.
Bletia amabilis C. Schweinf.
Bletia coccinea Lex.
Bletia concolor Dressler
Bletia ensifolia L.O. Williams
** *Bletia gracilis* G. Lodd.
Bletia greenmaniana L.O. Williams
Bletia greenwoodiana Sosa **(DGO)**
** *Bletia jucunda* Linden et Rchb.f.
Bletia lilacina A. Rich. et Galeotti
Bletia macristhmochila Greenm.
Bletia neglecta Sosa
Bletia nelsonii Ames
Bletia parkinsonii Hook.
Bletia punctata Lex.
** *Bletia reflexa* Lindl.
Bletia riparia Sosa et Palestina **(VER)**
** *Bletia roezlii* Rchb.f.
Bletia similis Dressler **(MICH)**
** *Bletia tenuifolia* Ames et C. Schweinf.
Bletia urbana Dressler **(A)**
Bletia villae Soto Arenas **(DGO)**
Bletia warfordiana Sosa **(JAL)**
Brachystele luzmariana Szlach. et R. González **(JAL)**
Brachystele tamayoana Szlach., Rutk. et Mytnik **(BC)**
** *Brassia brachiata* Lindl.
Brassia signata Rchb.f.
Bulbophyllum cirrhosum L.O. Williams
Bulbophyllum nagelii L.O. Williams
Bulbophyllum solteroi R. González
Camaridium atratum (Lex.) M.A. Blanco
** *Camaridium densum* (Lindl.) M.A. Blanco
** *Camaridium hagsaterianum* (Soto Arenas) M.A. Blanco
** *Camaridium meleagris* (Lindl.) M.A. Blanco
Camaridium oestlundianum (L.O. Williams) M.A. Blanco **(GRO)**
** *Camaridium praestans* (Rchb.f.) M.A. Blanco
** *Camaridium pulchrum* Schltr.
Camaridium rhombeum (Lindl.) M.A. Blanco
Camaridium soconuscanum (Breedlove et Mally) M.A. Blanco **(CHIS)**
** *Campylocentrum microphyllum* Ames et Correll
** *Catasetum integerrimum* Hook.
Catasetum laminatum Lindl.
Catasetum pendulum Dodson
** *Chondrorhyncha lendyana* Rchb.f.
Chysis addita Dressler **(CHIS)**
** *Chysis bractescens* Lindl. **(A)**
** *Chysis laevis* Lindl.
Chysis limminghei Linden et Rchb.f. **(TAB)** **(A)**
Clowesia dodsoniana E. Aguirre
Clowesia glaucoglossa (Rchb.f.) Dodson **(MICH)** **(Pr)**
Clowesia rosea Lindl. **(A)**
Clowesia thylaciochila (Lem.) Dodson
** *Coelia densiflora* Rolfe **(Pr)**
** *Coelia guatemalensis* Rchb.f.
** *Corallorhiza bulbosa* A. Rich. et Galeotti
Corallorhiza ehrenbergii Rchb.f.
Corallorhiza fimbriata Schltr.
Corallorhiza macrantha Schltr. **(Pr)**
Corallorhiza pringlei Greenm.
Corallorhiza williamsii Correll **(MOR)**
** *Cranichis apiculata* Lindl.
Cranichis ciliilabia C. Schweinf.
** *Cranichis cochleata* Dressler
Cranichis gracilis L.O. Williams
** *Cranichis hieroglyphica* Ames et Correll
** *Cranichis revoluta* Hamer et Garay
Cranichis subumbellata A. Rich. et Galeotti
** *Cranichis sylvatica* A. Rich. et Galeotti
** *Cuitlauzina candida* (Lindl.) Dressler et N.H. Williams **(A)**
Cuitlauzina dubia (S. Rosillo) E. Yáñez et Soto Arenas ex Solano
Cuitlauzina pendula Lex. **(A)**
** *Cuitlauzina pulchella* (Bateman ex Lindl.) Dressler et N.H. Williams
Cuitlauzina pygmaea (Lindl.) M.W. Chase et N.H. Williams
** *Cyclopogon comosus* (Rchb.f.) Burns-Bal. et E.W. Greenw.

Apéndice 1. Continuación.

Cyclopogon luteo-albus (A. Rich. et Galeotti) Schltr.
** *Cyclopogon obliquus* (J.J. Sm.) Szlach.
** *Cyclopogon papilio* Szlach.
Cyclopogon pringlei (S. Watson) Soto Arenas
Cyclopogon saccatus A. Rich. et Galeotti
** *Cycnoches ventricosum* Bateman (**A**)
** *Cypripedium dickinsonianum* Hágsater (**Pr**)
** *Cypripedium irapeanum* Lex. (**A**)
Cypripedium molle Lindl.
Deiregyne albovaginata (C. Schweinf.) Garay
Deiregyne chartacea (L.O. Williams) Garay **(JAL)**
Deiregyne densiflora (C. Schweinf.) Salazar et Soto Arenas
Deiregyne diaphana (Lindl.) Garay **(OAX)**
** *Deiregyne eriophora* (B.L. Rob. et Greenm.) Garay
Deiregyne falcata (L.O. Williams) Garay
Deiregyne nonantzin (R. González ex McVaugh) Catling **(JAL)**
Deiregyne pandurata Garay **(DGO)**
Deiregyne pseudopyramidalis (L.O. Williams) Garay
Deiregyne ramirezii R. González **(JAL)**
Deiregyne rhombilabia Garay
Deiregyne sheviakiana (Szlach.) Espejo et López Ferr. **(CHIS)**
Deiregyne tenorioi Soto Areanas et Salazar
Deiregyne velata (B.L. Rob. et Fernald) Garay **(CHIH)**
** *Dichaea intermedia* Ames et Correll
** *Dichromanthus aurantiacus* (Lex.) Salazar et Soto Arenas
*** *Dichromanthus cinnabarinus* (Lex.) Garay
** *Dichromanthus michuacanus* (Lex.) Salazar et Soto Arenas
Dichromanthus yucundaa Salazar et García-Mend. **(OAX)**
Domingoa gemma (Rchb.f.) van der Berg et Soto Arenas **(PUE)**
Domingoa kienastii (Rchb.f.) Dressler
** *Domingoa purpurea* Lindl.
** *Dryadella greenwoodiana* Soto Arenas, Salazar et Solano
** *Dryadella linearifolia* (Ames) Luer
Elleanthus teotepecensis Soto Arenas **(GRO)**
Encyclia adenocarpa (Lex.) Schltr.
Encyclia adenocaula (Lex.) Schltr. ssp. *adenocaula* (**A**)
Encyclia adenocaula (Lex.) Schltr. ssp. *kennedyi* (Fowlie et Withner) Soto Arenas (**A**)
Encyclia aenicta Dressler et G.E. Pollard
** *Encyclia ambigua* (Lindl.) Schltr.
** *Encyclia asperula* Dressler et G.E. Pollard
Encyclia atrorubens (Rolfe) Schltr. (**Pr**)
** *Encyclia belizensis* (Rchb.f.) Schltr.
** *Encyclia bractescens* (Lindl.) Hoehne
Encyclia calderoniae Soto Arenas **(OAX)**
Encyclia candollei (Lindl.) Schltr.
Encyclia chiapasensis Withner et D.G. Hunt **(CHIS)**
Encyclia contrerasii R. González **(COL)**
** *Encyclia diota* (Lindl.) Schltr.
Encyclia flabellata (Lindl.) B. Thurst. et W. Thurst. **(VER)**
** *Encyclia guatemalensis* (Klotzsch) Dressler et G.E. Pollard
Encyclia halbingeriana Hágsater et Soto Arenas **(MICH)**
** *Encyclia hanburyi* (Lindl.) Schltr.
Encyclia huertae Soto Arenas et R. Jiménez **(MICH)**
** *Encyclia incumbens* (Lindl.) Mabb.
Encyclia kienastii (Rchb.f.) Dressler et G.E. Pollard **(OAX)** (**P**)
Encyclia lorata Dressler et G.E. Pollard **(GRO)** (**Pr**)
Encyclia meliosma (Rchb.f.) Schltr.
Encyclia microbulbon (Hook.) Schltr.
Encyclia nizandensis Pérez-García et Hágsater **(OAX)**
Encyclia oestlundii (Ames, F.T. Hubb. et C. Schweinf.) Hágsater et Stermitz **(GRO)**
Encyclia ovulum (Lindl.) Schltr. **(SIN)**
** *Encyclia papillosa* (Bateman) Aguirre-Olav.
Encyclia parviflora (Regel) Whitner
Encyclia pollardiana (Withner) Dressler et G.E. Pollard (**Pr**)
Encyclia rzedowskiana Soto Arenas **(OAX)**
Encyclia spatella (Rchb.f.) Schltr. **(JAL)**
Encyclia suaveolens Dressler

Apéndice 1. Continuación.

Encyclia trachycarpa (Lindl.) Schltr.
Encyclia uxpanapensis Salazar **(VER)**
Epidendrum alabastrialatum G.E. Pollard ex Hágsater **(Pr)**
** *Epidendrum alticola* Ames et Correll **(A)**
** *Epidendrum alvarezdeltoroi* Hágsater
Epidendrum anisatum Lex.
** *Epidendrum arbusculum* Lindl.
** *Epidendrum atroscriptum* Hágsater
** *Epidendrum beharorum* Hágsater
Epidendrum camposii Hágsater **(OAX)**
** *Epidendrum cerinum* Schltr. **(Pr)**
Epidendrum chimalapense Hágsater et Salazar
** *Epidendrum chloe* Rchb.f. **(Pr)**
Epidendrum chlorops Rchb.f.
Epidendrum cilioccidentale Hágsater et L. Sánchez
Epidendrum citrosmum Hágsater
** *Epidendrum clowesii* Bateman ex Lindl.
** *Epidendrum cnemidophorum* Lindl. **(A)**
Epidendrum costatum A. Rich. et Galeotti **(OAX)**
** *Epidendrum culmiforme* Schltr.
Epidendrum cusii Hágsater
** *Epidendrum cystosum* Ames **(Pr)**
** *Epidendrum dixiorum* Hágsater
Epidendrum dorsocarinatum Hágsater **(MÉX)** **(Pr)**
Epidendrum dressleri Hágsater **(Pr)**
Epidendrum erectifolium Hágaster et L. Sánchez **(CHIS)**
** *Epidendrum eustirum* Ames, F.T. Hubb. et C. Schweinf.
Epidendrum examinis S. Rosillo **(JAL)**
** *Epidendrum eximium* L.O. Williams
Epidendrum falcatum Lindl.
** *Epidendrum fruticosum* Pav. ex Lindl.
** *Epidendrum galeottianum* A.Rich. et Galeotti
Epidendrum gasteriferum Scheeren **(OAX)**
Epidendrum gomezii Schltr.
Epidendrum gonzalez-tamayoi Hágsater
Epidendrum greenwoodii Hágsater **(OAX)**
Epidendrum guerrerense Hágsater et García-Cruz **(GRO)**
Epidendrum hagsateri Christenson
Epidendrum hueycatenangense Hágsater et García-Cruz **(GRO)**
Epidendrum ibarrae R. González **(JAL)**
Epidendrum incomptoides Ames, F.T. Hubb. et C. Schweinf. **(CHIS)** **(Pr)**
Epidendrum juergensenii Rchb.f. **(OAX)**
** *Epidendrum lacertinum* Lindl.
Epidendrum lignosum Lex.
Epidendrum longicaule (L.O. Williams) L.O. Williams
Epidendrum longipetalum A. Rich. et Galeotti
Epidendrum lowilliamsii García-Cruz
Epidendrum macdougallii (Hágsater) Hágsater
Epidendrum macroclinium Hágsater
Epidendrum magnificum Schltr. **(GRO)**
Epidendrum marmoratum A. Rich. et Galeotti
** *Epidendrum martinezii* L. Sánchez et Carnevali
Epidendrum matudae L.O. Williams
Epidendrum melistagoides Hágstaer et L. Sánchez
** *Epidendrum melistagum* Hágsater
** *Epidendrum mesocarpum* Hágsater
** *Epidendrum microcharis* Rchb.f.
Epidendrum miserum Lindl.
Epidendrum mixtecanum Hágsater et García-Cruz **(OAX)**
** *Epidendrum mixtum* Schltr.
Epidendrum mocinoi Hágsater
Epidendrum motozintlensis Hágstaer et L. Sánchez **(CHIS)**
** *Epidendrum myrianthum* Lindl.
Epidendrum nagelii L.O. Williams **(GRO)**
** *Epidendrum nelsonii* Hágsater
Epidendrum neogaliciense Hágsater et R. González **(JAL)**
** *Epidendrum nitens* Rchb.f.
Epidendrum oaxacanum Rolfe **(OAX)**
Epidendrum pastranae Hágsater
Epidendrum pollardii Hágsater
** *Epidendrum polychromum* Hágsater
** *Epidendrum propinquum* A. Rich. et Galeotti
** *Epidendrum radioferens* (Ames, F.T. Hubb. et C. Schweinf.) Hágsater
** *Epidendrum roseoscriptum* Hágsater
Epidendrum rosilloi Hágsater
Epidendrum rowleyi Withner et G.E. Pollard
** *Epidendrum singuliflorum* Schltr.

Apéndice 1. Continuación.

** *Epidendrum skutchii* Ames, F.T. Hubb. et C. Schweinf. (**Pr**)
** *Epidendrum sobralioides* Ames et Correll (**A**)
Epidendrum stallforthianum Kraenzl. **(VER)**
Epidendrum succulentum Hágsater
** *Epidendrum tacanaense* Hágsater, Soto Arenas et E. Santiago A.
Epidendrum tortipetalum Scheeren
Epidendrum tuxtlense Hágsater, García-Cruz et L. Sánchez
Epidendrum tziscaoense Hágsater **(CHIS)**
Epidendrum vandifolium Lindl.
** *Epidendrum veroscriptum* Hágsater
** *Epidendrum verrucipes* Schltr.
** *Epidendrum wendtii* Hágsater et Salazar
Erycina echinata (Kunth) Lindl.
Erycina hyalinobulbon (Lex.) N.H. Williams et M.W. Chase
** *Eurystyles borealis* A.H. Heller (**Pr**)
** *Funkiella hyemalis* (A. Rich. et Galeotti) Schltr.
Funkiella laxispica (Catling) Salazar et Soto Arenas **(OAX)**
Funkiella markowskiana (Szlach.) Salazar et Soto Arenas **(OAX)**
Funkiella porphyricola (Schltr.) Salazar et Soto Arenas
Funkiella rubrocallosa (B.L. Rob. et Greenm.) Salazar et Soto Arenas
Galeandra greenwoodiana Warford
Galeoglossum cactorum Salazar et Chávez-Rendón **(OAX)**
Galeoglossum prescottioides A. Rich. et Galeotti **(OAX)**
Galeoglossum thysanochilum (B.L. Rob. et Greenm.) Salazar **(OAX)**
Galeoglossum tubulosum (Lindl.) Salazar et Soto Arenas
Galeottia grandiflora A. Rich. (**P**)
Galeottiella sarcoglossa (A. Rich. et Galeotti) Schltr. (**Pr**)
** *Gongora galeata* (Lindl.) Rchb.f.
Gongora galeottiana A. Rich.
** *Gongora tridentata* Whitten (**Pr**)
** *Gongora truncata* Lindl.
Goodyera brachyceras (A. Rich. et Galeotti) Garay et G.A. Romero **(OAX)**
Goodyera dolabripetala (Ames) Schltr.
Goodyera fimbrilabia Ormerod **(CHIS)**
Goodyera purpusii Ormerod **(VER)**
Goodyera zacuapanensis Ormerod **(VER)**
Govenia alba A. Rich. et Galeotti
Govenia bella E.W. Greenw. **(OAX)**
Govenia capitata Lindl.
** *Govenia dresslerana* E.W. Greenw.
Govenia elliptica S. Watson **(NL)**
** *Govenia greenwoodii* Dressler et Soto Arenas **(GRO)**
Govenia jouyana R. González **(JAL)**
** *Govenia lagenophora* Lindl.
** *Govenia liliacea* (Lex.) Lindl.
** *Govenia matudae* E.W. Greenw. et Soto Arenas
** *Govenia mutica* Rchb.f.
Govenia praecox Salazar et E.W. Greenw. **(VER)**
Govenia purpusii Schltr.
Govenia rubellilabia García-Cruz **(CHIS)**
Govenia tequilana Dressler et Hágsater (**Pr**)
** *Guarianthe aurantiaca* (Bateman ex Lindl.) Dressler et W.E. Higgins
** *Guarianthe bowringiana* (H.J. Veitch ex O'Brien) Dressler et W.E. Higgins
Habenaria acalcarata Espejo et López Ferr. **(CHIS)**
Habenaria agapitae R. González et Reynoso **(JAL)**
Habenaria agrestis R. González et Cuev.-Fig. **(JAL)**
Habenaria atrata R. González et Cuev.-Fig. **(JAL)**
Habenaria brevilabiata A. Rich. et Galeotti
** *Habenaria brownelliana* Catling
Habenaria calicis R. González **(MOR)**
Habenaria carvajaliana R. González et Cuev.-Fig. **(JAL)**
Habenaria castroi R. González et Cuev.-Fig. **(ZAC)**
Habenaria cortesii R. González et Cuev.-Fig. **(JAL)**
** *Habenaria crassicornis* Lindl.
Habenaria cuevasiana R. González et Cuev.-Fig. **(JAL)**

Apéndice 1. Continuación.

Habenaria diffusa A. Rich et Galeotti **(MÉX)**
Habenaria entomantha (Lex.) Lindl.
Habenaria felipensis Ames **(OAX)**
Habenaria filifera S. Watson
Habenaria flexuosa Lindl. **(OAX)**
Habenaria gonzaleztamayoi García-Cruz, R. Jiménez et L. Sánchez
Habenaria greenwoodiana R. González **(JAL)**
** *Habenaria guadalajarana* S. Watson
Habenaria horaliae R. González **(MICH)**
Habenaria ibarrae R. González **(JAL)**
Habenaria ixtlanensis E.W. Greenw. **(OAX)**
** *Habenaria jaliscana* S. Watson
Habenaria jardeliana R. González et Cuev.-Fig. **(JAL)**
Habenaria kariniae R. González et Cuev.-Fig.
Habenaria leon-ibarrae R. Jiménez et Carnevali **(QROO)**
Habenaria lizbethae R. González et Cuev.-Fig. **(JAL)**
Habenaria luzmariana R. González **(JAL)**
Habenaria mariae R. González et Cuev.-Fig. **(JAL)**
Habenaria matudae Salazar
Habenaria mcvaughiana R. González
Habenaria micheliana R. González et Cuev.-Fig. **(JAL)**
Habenaria mitodes Garay et W. Kittr.
Habenaria nogeirana R. González et Cuev.-Fig. **(JAL)**
** *Habenaria novemfida* Lindl.
** *Habenaria odontopetala* Rchb.f.
Habenaria oreophila Greenm.
Habenaria ortiziana R. González **(MÉX)**
Habenaria pinzonii R. González et Cuev.-Fig.
Habenaria pseudofilifera R. González et Cuev.-Fig. **(JAL)**
Habenaria rosilloana R. González **(MICH)**
Habenaria rosulifolia Espejo et López-Ferr. **(MOR)**
Habenaria rotundifolia Conz. **(OAX)**
Habenaria ruizii R. González **(JAL)**
Habenaria rzedowskiana R. González
Habenaria rzedowskii R. González **(MICH)**
Habenaria schaffneri S. Watson
Habenaria socorroae R. González et Cuev.-Fig. **(JAL)**
** *Habenaria spithamaea* Schltr.
** *Habenaria strictissima* Rchb.f.
Habenaria subauriculata B.L. Rob. et Greenm.
Habenaria szlachetkoana R. González et Cuev.-Fig. **(JAL)**
Habenaria talaensis R. González et Cuev.-Fig. **(JAL)**
Habenaria tequilana R. González et Cuev.-Fig. **(JAL)**
** *Habenaria tetranema* Schltr.
Habenaria uncata R. Jiménez, L. Sánchez et García-Cruz **(MOR)**
Habenaria virens A. Rich. et Galeotti
Habenaria xochitliae R. González **(JAL)**
Habenaria zamudioana R. González **(MICH)**
Hagsatera brachycolumna (L.O. Williams) R. González (**Pr**)
Hagsatera rosilloi R. González **(JAL)**
Helleriella guerrerensis Dressler et Hágsater **(GRO)**
Hexalectris brevicaulis L.O. Williams
Hexalectris fallax M.I. Rodríguez et R. González
* *Hexalectris grandiflora* (A. Rich. et Galeotti) L.O. Williams
* *Hexalectris nitida* L.O. Williams
Hexalectris parviflora L.O. Williams
Hexalectris revoluta Correll
* *Hexalectris spicata* (Walter) Barnhart var. *arizonica* (S. Watson) Catling et V.S. Engel
* *Hexalectris warnockii* Ames et Correll
Hintonella mexicana Ames
Homalopetalum pachyphyllum (L.O. Williams) Dressler
Homalopetalum pumilum (Ames) Dressler
** *Isochilus alatus* Schltr.
** *Isochilus aurantiacus* Hamer et Garay
Isochilus bracteatus (Lex.) López-Ferr. et Espejo
Isochilus langlassei Schltr.
Isochilus oaxacanus Salazar et Soto Arenas **(OAX)**
Isochilus unilateralis B.L. Rob.
Jacquiniella cernua (Lindl.) Dressler
** *Jacquiniella cobanensis* (Ames et Schltr.) Dressler
** *Jacquiniella gigantea* Dressler, Salazar et García-Cruz (**Pr**)

Apéndice 1. Continuación.

** *Kefersteinia tinschertiana* Pupulin (**Pr**)
Kionophyon pollardiana Szlach., Rutk., et Mytnik **(OAX)**
Kionophyton sawyeri (Standl. et L.O. Williams) Garay
** *Kionophyton seminuda* (Schltr.) Garay
Kraenzlinella hintonii (L.O. Williams) Solano **(GRO)** (**Pr**)
Kreodanthus casillasii R. González **(JAL)**
** *Kreodanthus ovatilabius* (Ames et Correll) Garay
** *Lacaena bicolor* Lindl. (**A**)
Laelia albida Bateman ex Lindl.
Laelia anceps Lindl. (**P**)
Laelia aurea Navarro
Laelia autumnalis (Lex.) Lindl.
Laelia crawshayana Rchb. **(JAL)**
Laelia eyermaniana Rchb.f.
Laelia furfuracea Lindl. **(OAX)**
Laelia gouldiana Rchb.f. **(HGO)** (**E**)
Laelia speciosa (Kunth) Schltr. (**Pr**)
** *Laelia superbiens* Lindl. (**A**)
Leochilus carinatus (Knowles et Westc.) Lindl.
Leochilus crocodiliceps (Rchb.f.) Kraenzl.
** *Leochilus johnstonii* Ames et Correll
** *Leochilus oncidioides* Knowles et Westc.
** *Lepanthes acuminata* Schltr. ssp. *acuminata*
Lepanthes acuminata Schltr. ssp. *ernestii* Salazar et Soto Arenas **(CHIS)**
** *Lepanthes almolongae* Luer et Béhar
Lepanthes ancylopetala Dressler **(CHIS)** (**Pr**)
** *Lepanthes appendiculata* Ames
Lepanthes aprica Catling et V.R. Catling **(OAX)**
Lepanthes attenuata Salazar, Soto Arenas et O. Suárez
Lepanthes avis Rchb.f.
Lepanthes brachystele Salazar et Soto Arenas
Lepanthes breedlovei Salazar et Soto Arenas
Lepanthes calopetala Salazar et Soto Arenas
Lepanthes camposii Salazar et Soto Arenas
Lepanthes catlingii Salazar, Soto Arenas et O. Suárez **(OAX)**
Lepanthes chiangii Salazar, Soto Arenas et O. Suárez **(OAX)**
Lepanthes cryptostele Salazar et Soto Arenas **(GRO)**
** *Lepanthes denticulata* Luer et Béhar
Lepanthes erythroxantha Salazar et Soto Arenas **(OAX)**
Lepanthes gabriellae Salazar et Soto Arenas **(OAX)**
Lepanthes galeottiana Salazar et Soto Arenas **(OAX)**
Lepanthes greenwoodii Salazar et Soto Arenas **(OAX)**
** *Lepanthes guatemalensis* Schltr. (**Pr**)
Lepanthes guerrerensis Salazar et Soto Arenas
Lepanthes hagsateri Salazar et Soto Arenas **(GRO)**
** *Lepanthes johnsonii* Ames
** *Lepanthes lenticularis* Luer et Béhar
Lepanthes machorroi Salazar et Soto Arenas **(OAX)**
Lepanthes maldonadoae Soto Arenas **(CHIS)**
Lepanthes mariae Salazar et Soto Arenas **(OAX)**
Lepanthes martinezii Salazar et Soto Arenas
Lepanthes matudana Salazar et Soto Arenas **(CHIS)**
Lepanthes maxima Salazar et Soto Arenas **(CHIS)**
Lepanthes mazatlanensis Solano et Reynaud **(OAX)**
Lepanthes minima Salazar, Soto Arenas et O. Suárez **(OAX)**
Lepanthes mixe Salazar et Soto Arenas **(OAX)**
Lepanthes moorei C. Schweinf.
Lepanthes motozintlensis Salazar et Soto Arenas **(CHIS)**
Lepanthes nagelii Salazar et Soto Arenas
Lepanthes nigriscapa R.E. Schult. et G.W. Dillon **(OAX)**
Lepanthes oaxacana Salazar, Soto Arenas et O. Suárez **(OAX)**
** *Lepanthes oreocharis* Schltr.
Lepanthes oreophila Catling et V.R. Catling **(OAX)**
Lepanthes papilionacea Salazar, Soto Arenas et O. Suárez **(OAX)**
** *Lepanthes papillipetala* Dressler
** *Lepanthes parvula* Dressler (**Pr**)
Lepanthes pollardii Hespenh. **(OAX)**
Lepanthes rekoi R.E. Schult.

Apéndice 1. Continuación.

** *Lepanthes samacensis* Ames
Lepanthes schiedei Rchb.f.
Lepanthes schultesii Salazar et Soto Arenas **(OAX)**
** *Lepanthes scopula* Schltr.
Lepanthes sousae Salazar et Soto Arenas **(OAX)**
** *Lepanthes stenophylla* Schltr.
Lepanthes suarezii Salazar et Soto Arenas **(OAX)**
** *Lepanthes tecpanica* Luer et Béhar
** *Lepanthes tenuiloba* R.E. Schult. et G.W. Dillon
Lepanthes thurstoniorum Salazar, Soto Arenas et O. Suárez
Lepanthes totontepecensis Salazar et Soto Arenas **(OAX)**
Lepanthes vivipara Salazar et Soto Arenas **(CHIS)**
Lepanthes wendtii Salazar et Soto Arenas **(OAX)**
** *Lepanthes williamsii* Salazar et Soto Arenas
** *Lepanthes yunckeri* Ames
Lepanthes yuvilensis Catling
Liparis cordiformis C. Schweinf.
Liparis draculoides E.W. Greenw.
** *Liparis fantastica* Ames et C. Schweinf.
Liparis greenwoodiana Espejo
Liparis lindeniana (A. Rich. et Galeotti) Hemsl. **(VER)**
Liparis madrensis Soto Arenas, Salazar et R. Jiménez **(DGO)**
Liparis volcanica R. González et Zamudio
Lockhartia galeottiana A. Rich. ex Soto Arenas
** *Lockhartia oerstedii* Rchb.f.
** *Lockhartia verrucosa* Lindl. ex Rchb.f.
** *Lycaste aromatica* (Graham) Lindl.
** *Lycaste cochleata* Lindl.
** *Lycaste consobrina* Rchb.f.
Lycaste crinita Lindl.
** *Lycaste cruenta* (Lindl.) Lindl.
** *Lycaste deppei* (Lodd.) Lindl.
** *Lycaste lassioglossa* Rchb.f. **(P)**
** *Lycaste skinneri* (Bateman ex Lindl.) Lindl. **(P)**
** *Macroclinium bicolor* (Lindl.) Dodson
Macroclinium lexarzanum (Hágsater et R. González) Dodson
Macroclinium pachybulbon (Hágsater et R. González) Dodson
Malaxis abieticola Salazar et Soto Arenas
** *Malaxis acianthoides* Schltr.
Malaxis adenotropa R. González, Lisb. Hern. et E. Ramírez **(JAL)**
Malaxis alvaroi García-Cruz, R. Jiménez et L. Sánchez
Malaxis amplexicolumna E. Greenw. et R. González **(CHIS)**
Malaxis andersoniana R. González, Lisb. Hern. et E. Ramírez **(MÉX)**
Malaxis brachystachya (Rchb.f.) Kuntze
Malaxis casillasii R. González **(JAL)**
Malaxis chiarae R. González, Lisb. Hern. et E. Ramírez **(JAL)**
Malaxis chica Todzia **(NL)**
Malaxis contrerasii R. González **(JAL)**
** *Malaxis corymbosa* (S. Watson) Kuntze
Malaxis elliptica A. Rich. et Galeotti **(MOR)**
Malaxis elviae R. González **(JAL)**
Malaxis espejoi R. González, Lizb. Hern. & E. Ramírez **(JAL)**
** *Malaxis fastigiata* (Rchb.f.) Kuntze
Malaxis greenwoodiana Salazar et Soto Arenas **(CHIS)** **(Pr)**
Malaxis hagsateri Salazar **(GRO)** **(Pr)**
Malaxis hintonii Todzia
Malaxis javesiae (Rchb.f.) Ames
** *Malaxis lepanthiflora* (Schltr.) Ames
** *Malaxis lepidota* (Finet) Ames
Malaxis lizbethiae R. González, Lisb. Hern. et E. Ramírez **(JAL)**
Malaxis luceroana R. González
Malaxis lyonnetii Salazar **(MOR)**
Malaxis macrostachya (Lex.) Kuntze
Malaxis macvaughiana R. González, Lisb. Hern. et E. Ramírez **(JAL)**
Malaxis marthaleidae R. González, Lisb. Hern. et E. Ramírez **(JAL)**
Malaxis martinezii R. González **(JAL)**
Malaxis micheliana R. González, Lisb. Hern. et E. Ramírez **(JAL)**
Malaxis molotensis Salazar et de Santiago **(GRO)**
Malaxis myurus (Lindl.) Kuntze
Malaxis nelsonii Ames **(DGO)**
Malaxis novogaliciana McVaugh
Malaxis ocreata (S. Watson) Ames

Apéndice 1. Continuación.

Malaxis perezii R. González **(JAL)**
Malaxis pringlei (S. Watson) Ames
Malaxis ramirezii R. González **(JAL)**
Malaxis reichei (Schltr.) Ames et C. Schweinf.
Malaxis ribana Espejo et López-Ferr. **(MOR)**
Malaxis roblesgilana R. González **(NAY)**
Malaxis rodrigueziana R. González
Malaxis rosei Ames
Malaxis rosilloi R. González et E.W. Greenw.
Malaxis rositae R. González, Lisb. Hern. et E. Ramírez **(JAL)**
Malaxis ruizii R. González **(JAL)**
Malaxis rzedowskiana R. González **(MÉX)**
Malaxis salazarii Catling
Malaxis streptopetala (B.L. Rob. et Greenm.) Ames
Malaxis stricta L.O. Williams **(MOR)**
Malaxis tamayoana Garay et W. Kittr. **(JAL)**
Malaxis tepicana Ames
Malaxis tequilensis R. González, Lisb. Hern. et E. Ramírez **(JAL)**
** *Malaxis triangularis* Dressler
Malaxis urbana E.W. Greenw. **(OAX)**
Malaxis wendtii Salazar
Malaxis xerophila Salazar et L.I. Cabrera
Malaxis zempoalensis López-Ferr. et Espejo **(MOR)**
** *Masdevallia adamsii* Luer
** *Masdevallia floribunda* Lindl.
** *Masdevallia tuerckheimii* Ames
** *Maxillariella cobanensis* (Schltr.) M.A. Blanco et Carnevali
** *Maxillariella houtteana* (Rchb.f.) M.A. Blanco et Carnevali
Maxillariella mexicana (J.T. Atwood) M.A. Blanco et Carnevali
** *Maxillariella tenuifolia* (Lindl.) M.A. Blanco et Carnevali
Meiracyllium gemma Rchb.f.
** *Mesadenella petenensis* (L.O. Williams) Garay
Mesadenus chiangii (M. Johnst.) Garay **(COAH)**
** *Mesadenus polyanthus* (Rchb.f.) Schltr.
Mesadenus tenuissimus (L.O. Williams) Garay **(MOR)**
Mexipedium xerophyticum (Soto Arenas, Salazar et Hágsater) V.A. Albert et M.W. Chase **(OAX)** **(P)**
** *Microchilus luniferus* (Schltr.) Ormerod
Microchilus mexicanus (Ames) Ormerod **(CHIS)**
Microepidendrum subulatifolium (A. Rich. et Galeotti) W.E. Higgins
** *Mormodes aromatica* Lindl.
Mormodes badia Rolfe ex W. Watson
Mormodes cozticxochitl Salazar
** *Mormodes lineata* Bateman ex Lindl.
Mormodes luxata Lindl.
Mormodes maculata (Klotzsch) L.O. Williams var. *maculata* **(OAX)** (**A**)
Mormodes maculata (Klotzsch) L.O. Williams var. *unicolor* (Hook.) L.O. Williams (**A**)
** *Mormodes nagelii* L.O. Williams
Mormodes oestlundiana Salazar et Hágsater **(GRO)**
Mormodes pardalinata S. Rosillo
Mormodes porphyrophlebia Salazar (**A**)
Mormodes ramirezii S. Rosillo **(JAL)**
Mormodes sanguineoclaustra Fowlie **(GRO)** (**P**)
** *Mormodes sotoana* Salazar (**P**)
Mormodes tezontle S. Rosillo
Mormodes tuxtlensis Salazar **(VER)**
Mormodes uncia Rchb.f. **(OAX)** (**P**)
Mormodes williamsii hort. ex G. Nicholson **(JAL)**
Mormolyca sotoana (Carnevali et Gómez-Juárez) M.A. Blanco **(CHIS)**
** *Myoxanthus octomerioides* (Lindl.) Luer
** *Myrmecophila christinae* Carnevali et Gómez-Juárez var. *christinae*
Myrmecophila christinae Carnevali et Gómez-Juárez var. *ibarrae* Carnevali et J.L. Tapia **(QROO)**
Myrmecophila galeottiana (A. Rich.) Rolfe
Myrmecophila grandiflora (Lindl.) Carnevali, J.L. Tapia et I. Ramírez
Myrmecophila laguna-herrerae Carnevali, L. Ibarra et J.L. Tapia
Nemaconia dresslerana (Soto Arenas) van den Berg, Salazar et Soto Arenas **(MOR)** (**Pr**)
** *Nemaconia glomerata* (Correll) van den Berg, Salazar et Soto Arenas
** *Nemaconia graminifolia* Knowles et Westc.
Nemaconia longipetala (Correll) van den Berg, Salzar et Soto Arenas
** *Nemaconia pellita* (Rchb.f.) van den Berg, Salazar et Soto Arenas (**Pr**)

Apéndice 1. Continuación.

Notylia leucantha Salazar **(OAX)**
** *Notylia orbicularis* A. Rich. et Galeotti ssp. *orbicularis*
Notylia orbicularis A. Rich. et Galeotti ssp. *warfordiae* Salazar
Notylia tamaulipensis Rchb.f. **(TAM)**
** *Ocampoa mexicana* A. Rich. et Galeotti
Oestlundia cyanocolumna (Ames, F.T. Hubb. et C. Schweinf.) W.E. Higgins
Oestlundia distantiflora (A. Rich. et Galeotti) W.E. Higgins **(Pr)**
Oestlundia luteorosea (A. Rich. et Galeotti) W.E. Higgins
Oestlundia tenuissima (Ames, F.T. Hubb. et C. Schweinf.) W.E. Higgins
Oncidium brachyandrum Lindl.
Oncidium durangense Hágsater
** *Oncidium endocharis* Rchb.f. **(A)**
Oncidium geertianum C. Morren
Oncidium ghiesbreghtianum A. Rich. et Galeotti
Oncidium graminifolium (Lindl.) Lindl.
Oncidium hagsaterianum R. Jiménez et Soto Arenas **(VER)**
Oncidium hastatum (Bateman) Lindl.
Oncidium hintonii L.O. Williams
Oncidium incurvum F. Barker ex Lindl. **(A)**
Oncidium karwinskii (Lindl.) Lindl.
** *Oncidium laeve* (Lindl.) Beer
Oncidium leleui R. Jiménez et Soto Arenas
** *Oncidium leucochilum* Lindl. **(A)**
Oncidium lindleyi (Galeotti ex Lindl.) R. Jiménez et Soto Arenas
** *Oncidium maculatum* (Lindl.) Lindl.
Oncidium microstigma Rchb.f. **(MOR)**
Oncidium oblongatum Lindl.
** *Oncidium oliganthum* (Rchb.f.) L.O. Williams
Oncidium oviedomotae Hágsater **(MICH)**
** *Oncidium pergamineum* Lindl.
Oncidium pollardii Dodson et Hágsater **(OAX) (A)**
Oncidium reflexum Lindl.
Oncidium reichenheimii (Linden et Rchb.f.) Garay et Stacy
Oncidium sotoanum R. Jiménez et Hágsater ssp. *papalosmum* R. Jiménez
** *Oncidium sphacelatum* Lindl.
Oncidium stelligerum Rchb.f. **(Pr)**
Oncidium suave Lindl.
** *Oncidium subcruciforme* (A.H. Heller) Salazar
** *Oncidium suttonii* Lindl. **(Pr)**
** *Oncidium tenuipes* Kraenzl.
Oncidium tigrinum Lex. **(A)**
Oncidium unguiculatum Lindl. **(A)**
** *Oncidium wentworthianum* Lindl. **(Pr)**
Ornithidium tonsoniae (Soto Arenas) Senghas **(Pr)**
Ornithocephalus biloborostratus Salazar et R. González **(MICH)**
** *Ornithocephalus iridifolius* Rchb.f.
Ornithocephalus obergiae Soto Arenas **(VER)**
Ornithocephalus torresii Salazar et Soto Arenas **(CHIS)**
Ornithocephalus tripterus Schltr.
Pachyphyllum mexicanum Dressler et Hágsater **(OAX) (Pr)**
Papperitzia leiboldii (Rchb.f.) Rchb.f. **(Pr)**
** *Pelexia ghiesbreghtii* Szlach., Mytnik et Rutk.
** *Pelexia gutturosa* (Rchb.f.) Garay
Physogyne garayana R. González et Szlach. **(COL)**
Physogyne gonzalezii (L.O. Williams) Garay **(OAX) (Pr)**
Physogyne sparsiflora (C. Schweinf.) Garay
* *Platanthera brevifolia* (Greene) Kraenzl.
Platanthera calderoniae López Ferr. et Espejo **(MICH)**
** *Platanthera limosa* Lindl.
Platanthera nubigena A. Rich. et Galeotti **(VER)**
Platanthera volcanica Lindl.
** *Platystele pedicellaris* (Schltr.) Garay
** *Platystele repens* (Ames) Garay **(VER) (Pr)**
** *Pleurothallis correllii* Luer
** *Pleurothallis nelsonii* Ames **(Pr)**
** *Pleurothallis pansamalae* Schltr.
** *Pleurothallis saccatilabia* C. Schweinf. **(Pr)**
** *Polystachya clavata* Lindl.
Polystachya mcvaughiana Soto Arenas
Ponera exilis Dressler
** *Ponera juncifolia* Lindl.
** *Ponthieva guatemalensis* Rchb.f.
Ponthieva hildae R. González et Soltero **(JAL)**
** *Ponthieva parvula* Schltr.

Apéndice 1. Continuación.

Ponthieva rinconii Salazar **(VER)**
Ponthieva schaffneri (Rchb.f.) E.W. Greenw.
** *Ponthieva triloba* Schltr.
** *Ponthieva trilobata* (L.O. Williams) L.O. Williams
Potosia kusibabiana Szlach., Mytnik et Rutk. **(NL)**
Potosia praetermissa Szlach., Mytnik et Rutk. **(SLP)**
Potosia tamayoana Szlach., Mytnik et Rutk.
Prescottia lindeniana A. Rich. et Galeotti **(CHIS)**
Prescottia pachyrrhiza A. Rich. et Galeotti **(OAX)**
Prosthechea bicamerata (Rchb.f.) W.E. Higgins
Prosthechea brachiata (A. Rich. et Galeotti) W.E. Higgins
** *Prosthechea chondylobulbon* (A. Rich. et Galeotti) W.E. Higgins
Prosthechea citrina (Lex.) W.E. Higgins (**Pr**)
Prosthechea concolor (Lex.) W.E. Higgins
Prosthechea cretacea (Dressler et G.E. Pollard) W.E. Higgins
Prosthechea favoris (Rchb.f.) W.E. Higgins
Prosthechea fragrans (Sw.) W.E. Higgins
Prosthechea ghiesbreghtiana (A. Rich. et Galeotti) W.E. Higgins
** *Prosthechea glauca* (Knowles et Westc.) W.E. Higgins
Prosthechea greenwoodiana (Aguirre-Olav.) W.E. Higgins **(OAX)**
Prosthechea hastata (Lindl.) W.E. Higgins
Prosthechea karwinskii (Mart.) Soto Arenas et Salazar **(OAX)**
Prosthechea linkiana (Klotzsch) W.E. Higgins
** *Prosthechea maculosa* (Ames, F.T. Hubb. et C. Schweinf.) W.E. Higgins
** *Prosthechea madrensis* (Schltr.) Karremans
Prosthechea magnispatha (Ames, F.T. Hubb. et C. Schweinf.) W.E. Higgins
Prosthechea mariae (Ames) W.E. Higgins (**A**)
** *Prosthechea michuacana* (Lex.) W.E. Higgins
Prosthechea mulasii Soto Arenas et L. Cerv. **(GRO)**
Prosthechea obpiribulbon (Hágsater) W.E. Higgins
** *Prosthechea panthera* (Rchb.f.) W.E. Higgins
Prosthechea pastoris (Lex.) Espejo et López-Ferr.
Prosthechea pringlei (Rolfe) W.E. Higgins
Prosthechea pterocarpa (Lindl.) W.E. Higgins
Prosthechea punctulata (Rchb.f.) Soto Arenas et Salazar
** *Prosthechea rhynchophora* (A. Rich. et Galeotti) W.E. Higgins
Prosthechea semiaperta (Hágsater) W.E. Higgins
Prosthechea tripunctata (Lindl.) W.E. Higgins
Prosthechea trulla (Rchb.f.) W.E. Higgins
Prosthechea varicosa (Bateman ex Lindl.) W.E. Higgins ssp. *leiobulbon* (Hook.) Dressler et G.E. Pollard
** *Prosthechea vitellina* (Lindl.) Dressler (**Pr**)
Pseudogoodyera pseudogoodyerioides (L.O. Williams) R. González et Szlach. (**Pr**)
** *Rhyncholaelia digbyana* (Lindl.) Schltr.
** *Rhyncholaelia glauca* (Lindl.) Schltr.
Rhynchostele aptera (Lex.) Soto Arenas et Salazar
Rhynchostele candidula (Rchb.f.) Soto Arenas et Salazar
Rhynchostele cervantesii (Lex.) Soto Arenas et Salazar (**A**)
Rhynchostele cordata (Lindl.) Soto Arenas et Salazar (**A**)
Rhynchostele ehrenbergii (Link, Klotzsch et Otto) Soto Arenas et Salazar (**A**)
Rhynchostele galeottiana (A. Rich. et Galeotti) Soto Arenas et Salazar (**Pr**)
Rhynchostele londesboroughiana (Rchb.f.) Soto Arenas et Salazar **(GRO)** (**A**)
Rhynchostele maculata (Lex.) Soto Arenas et Salazar
Rhynchostele madrensis (Rchb.f.) Soto Arenas et Salazar (**A**)
** *Rhynchostele majalis* (Rchb.f.) Soto Arenas et Salazar (**P**)
** *Rhynchostele pygmaea* (Lindl.) Rchb.f. (**Pr**)
** *Rhynchostele rossii* (Lindl.) (**A**)
** *Rhynchostele stellata* (Lindl.) Soto Arenas et Salazar
** *Rhynchostele uroskinneri* (Lindl.) Soto Arenas et Salazar (**P**)
Rodriguezia dressleriana R. González (**Pr**)

Apéndice 1. Continuación.

** *Rossioglossum grande* (Lindl.) Garay et H.A. Kenn. (**P**)
Rossioglossum hagsaterianum Soto Arenas **(NAY)**
Rossioglossum insleayi (Barker ex Lindl.) Garay et H.A. Kenn. (**A**)
Rossioglossum splendens (Rchb.f.) Garay et H.A. Kenn. (**A**)
** *Rossioglossum williamsianum* (Rchb.f.) Garay et H.A. Kenn. (**P**)
** *Sarcoglottis assurgens* (Rchb.f.) Schltr.
** *Sarcoglottis cerina* (Lindl.) P.N. Don (**Pr**)
** *Sarcoglottis corymbosa* Garay
Sarcoglottis lobata (Lindl.) P.N. Don **(HGO)**
** *Sarcoglottis richardiana* (Schltr.) Soto Arenas
** *Sarcoglottis rosulata* (Lindl.) P.N. Don
** *Sarcoglottis schaffneri* (Rchb.f.) Ames
Sarcoglottis scintillans (E.W. Greenw.) Salazar et Soto Arenas
** *Scaphyglottis confusa* (Schltr.) Ames et Correll
** *Scaphyglottis hondurensis* (Ames) L.O. Williams
Schiedeella affinis (C. Schweinf.)
Schiedeella crenulata (L.O. Williams) Espejo et López-Ferr.
Schiedeella durangensis (Ames et C. Schwienf.) Buns.-Bal.
Schiedeella garayana R. González **(JAL)**
Schiedeella llaveana (Lindl.) Schltr. var. *alinae* Szlach.
Schiedeella llaveana (Lindl.) Schltr. var. *guerrerensis* Szlach. **(GRO)**
Schiedeella nagelii (L.O. Williams) Garay **(SLP)** (**Pr**)
Schiedeella romeroana Szlach. **(OAX)**
Schiedeella tenella (L.O. Williams) Burns.-Bal.
** *Schiedeella trilineata* (Lindl.) Burns.-Bal.
Schiedeella williamsiana Szlach., Rutk. et Mytnik **(JAL)**
Sigmatostalix mexicana L.O. Williams **(GRO)** (**Pr**)
Sobralia galeottiana A. Rich.
** *Sobralia macdougallii* Soto Arenas, Pérez-García et Salazar
** *Sobralia macrantha* Lindl.
** *Sobralia xantholeuca* B.S. Williams
Sotoa confusa (Garay) Salazar
** *Specklinia alata* (A. Rich. et Galeotti) Solano et Soto Arenas
Specklinia digitale (Luer) Pridgeon et M.W. Chase (**A**)
** *Specklinia fuegii* (Rchb.f.) Solano et Soto Arenas
** *Specklinia marginata* (Lindl.) Pridgeon et M.W. Chase
** *Specklinia pisinna* (Luer) Solano et Soto Arenas
* *Spiranthes delitescens* Sheviak
Spiranthes graminea Lindl.
** *Spiranthes nebulorum* Catling et V.R. Catling
Stanhopea dodsoniana Salazar et Soto Arenas
Stanhopea hernandezii (Kunth) Schltr.
Stanhopea intermedia Klinge
Stanhopea maculosa Knowles et Westc.
Stanhopea martiana Lindl. ex Bateman
** *Stanhopea oculata* (Lodd.) Lindl. (**A**)
Stanhopea pseudoradiosa Jenny et R. González **(OAX)**
** *Stanhopea radiosa* Lem.
** *Stanhopea ruckeri* Lindl.
** *Stanhopea saccata* Bateman
Stanhopea tigrina Lindl. (**A**)
** *Stanhopea whittenii* Soto Arenas, Salazar et G. Gerlach
Stelis aeolica Solano et Soto Arenas **(CHIS)**
Stelis annedamoniae Solano
Stelis aristocratica (L.O. Williams) Solano et Soto Arenas **(GRO)**
Stelis chiapensis Solano
Stelis desantiagoi Solano et Salazar **(GRO)**
** *Stelis emarginata* (Lindl.) Soto Arenas
Stelis fulva Schltr.
** *Stelis greenwoodii* Soto Arenas et Solano
Stelis hagsateri Solano **(CHIS)**
** *Stelis jalapensis* (Kraenzl.) Pridgeon et M.W. Chase
** *Stelis johnsonii* Ames
Stelis martinezii Solano
Stelis nagelii Solano
** *Stelis nicaraguensis* (Liebm.) Solano et Soto Arenas

Apéndice 1. Continuación.

Stelis nigriflora (L.O. Williams) Pridgeon et M.W. Chase **(MOR)** **(Pr)**
Stelis nonresupinata Solano et Soto Arenas
Stelis oaxacana Solano **(OAX)**
Stelis oestlundiana (L.O. Williams) Pridgeon et M.W. Chase
** *Stelis ornata* (Rchb.f.) Pridgeon et M.W. Chase
** *Stelis oxypetala* Schltr.
** *Stelis perplexa* Ames
** *Stelis platystylis* (Schltr.) Solano et Soto Arenas
Stelis resupinata (Ames) Pridgeon et M.W. Chase
Stelis retusa (Lex.) Pridgeon et M.W. Chase
Stelis rufobrunnea (Lindl.) L.O. Williams
Stelis salazarii Solano **(OAX)**
Stelis sanguinolenta (Garay et W. Kittr.) Solano **(JAL)**
Stelis soconuscana Solano **(CHIS)**
Stelis sotoana Solano **(OAX)**
Stelis sotoarenasii Solano **(OAX)**
** *Stelis tacanensis* Solano et Soto Arenas
** *Stelis tenuissima* Schltr.
Stelis veracrucensis Solano **(OAX)**
** *Stelis vespertina* Solano et Soto Arenas
Stelis wendtii Solano **(OAX)**
Stelis xerophila (Schltr.) Soto Arenas
Svenkoeltzia congestiflora (L.O. Williams) Burns.-Bal.
Svenkoeltzia luzmariana R. González **(JAL)**
Svenkoeltzia pamelae Szlach., Rutk. et Mytnik **(OAX)**
Svenkoeltzia patriciae R. González **(JAL)**
** *Tamayorkis ehrenbergii* (Rchb.f.) R. González et Szlach.
Tamayorkis hintonii (Todzia) R. González et Szlach.
* *Tamayorkis porphyrea* (Ridl.) Salazar et Soto Arenas
* *Tamayorkis wendtii* (Salazar) R. González et Szlach.
Trichocentrum andreanum (Cogn.) R. Jiménez et Carnevali
Trichocentrum andrewsiae (R. Jiménez et Carnevali) R. Jiménez et Carnevali
** *Trichocentrum bicallosum* (Lindl.) M.W. Chase et N.H. Williams
Trichocentrum biorbiculare (Balam et Cetzal) R. Jiménez et Solano
** *Trichocentrum candidum* Lindl.
Trichocentrum cosymbephorum (Morren) R. Jiménez et Carnevali
Trichocentrum flavovirens (L.O. Williams) M.W. Chase et N.H. Williams (**Pr**)
Trichocentrum hoegei Rchb.f. **(Pr)**
** *Trichocentrum lindenii* (Brongn.) M.W. Chase et N.H. Williams
Trichocentrum leptotifolium (Cetzal et Carnevali) R. Jiménez et Solano
Trichocentrum longifolium (Lindl.) R. Jiménez
Trichocentrum margalefii (Hágsater) M.W. Chase et N.H. Williams
** *Trichocentrum microchilum* (Lindl.) M.W. Chase et N.H. Williams
Trichocentrum nataliae Balam et Carnevali **(JAL)**
** *Trichocentrum oerstedii* (Rchb.f.) R. Jiménez et Carnevali
Trichocentrum oestlundianum (L.O. Williams) M.W. Chase et N.H. Williams
** *Trichocentrum pachyphyllum* (Hook.) R. Jiménez et Carnevali
Trichocentrum pendulum (Carnevali et Cetzal) R. Jiménez et Solano
Trichocentrum sierracaracolense (Cetzal et Balam) R. Jiménez et Solano **(CHIS)**
Trichocentrum stramineum (Lindl.) M.W. Chase et N.H. Williams **(VER)**
Trichocentrum teboana (R. Jiménez, Carnevali et J.L. Tapia) R. Jiménez et Carnevali **(TAB)**
Trichocentrum yucatanense (Cetzal et Carnevali) R. Jiménez et Solano
Trichopilia galeottiana A. Rich. (**P**)
Trichosalpinx nageliana Soto Arenas
** *Trichosalpinx pringlei* (Schltr.) Luer
Trichosalpinx tamayoana Soto Arenas **(COL)**
Triphora mexicana (S. Watson) Schltr.
Triphora yucatanensis Ames
** *Vanilla cribbiana* Soto Arenas
** *Vanilla insignis* Ames

Poaceae
Aegopogon solisii G.A. Levin **(COL)**

Apéndice 1. Continuación.

* *Aegopogon tenellus* (DC.) Trin. var. *abortivus* (E. Fourn.) Beetle
Agrostis bourgaei E. Fourn.
Agrostis calderoniae Acosta **(MÉX)**
** *Agrostis ghiesbreghtii* E. Fourn.
** *Agrostis laxissima* Swallen
Agrostis liebmannii (E. Fourn.) Hitchc.
Agrostis novogaliciana McVaugh **(JAL) (Pr)**
Agrostis rosei Scribn. et Merr.
Agrostis schaffneri E. Fourn.
Agrostis thyrsigera Mez
* *Allolepis texana* (Vasey) Soderstr. et H.F. Decker
** *Andropogon bourgaei* Hack.
Andropogon maderensis Swallen **(COAH)**
Andropogon pringlei Scribn. et Merr.
* *Aristida californica* Thurb.
Aristida eludens Allred et Valdés-Reyna
* *Aristida glabrata* (Vasey) Hitchc.
Aristida gypsophila Beetle **(COAH)**
* *Aristida havardii* Vasey
Aristida hintonii Hitchc.
Aristida hitchcockiana Henrard
Aristida jaliscana R. Guzmán et V. Jaram.
** *Aristida liebmannii* E. Fourn.
Aristida mexicana Scribn.
* *Aristida pansa* Wooton et Standl.
Aristida petersonii Allred et Valdés-Reyna **(OAX)**
Aristida purpusiana Hitchc. **(BCS)**
Aristida scribneriana Hitchc.
Aristida spanospicula Allred, Valdés-Reyna et Sánckez-Ken
Aristida tenuifolia Hitchc. **(COL)**
Aristida tuitensis Sánchez-Ken et Dávila **(JAL)**
Aristida vaginata Hitchc. **(JAL)**
* *Aristida wrightii* Nash
Arundinella palmeri Vasey ex Beal
Aulonemia laxa (F. Maek.) McClure
** *Axonopus arsenei* Swallen
Axonopus deludens Chase **(JAL)**
Axonopus mexicanus G.A. Black
Axonopus reederi G.A. Black **(CHIS)**
Axonopus rosei (Scribn. et Merr.) Chase **(NAY)**
* *Blepharidachne bigelovii* (S. Watson) Hack.
Blepharoneuron shepherdii (Vasey) P.M. Peterson et Annable
Bothriochloa hirtifolia (J. Presl) Henrard
* *Bothriochloa wrightii* Hack.
Bouteloua annua Swallen
Bouteloua distans Swallen
* *Bouteloua eludens* Griffiths
Bouteloua johnstonii Swallen **(COAH)**
Bouteloua karwinskii (E. Fourn.) Griffiths
** *Bouteloua longiseta* Gould
Bouteloua pedicellata Swallen
Bouteloua purpurea Gould et Kapadia
* *Bouteloua radicosa* (E. Fourn.) Griffiths
* *Bouteloua ramosa* Scribn. ex Vasey
Bouteloua reflexa Swallen
Bouteloua tamaulipensis G.J. Pierce ex D.L. Pacheco et Columbus **(TAM)**
** *Bouteloua triaena* (Trin.) Scribn.
* *Bouteloua warnockii* Gould et Kapadia
** *Bouteloua williamsii* Swallen
* *Brachiaria arizonica* (Scribn. et Merr.) S.T. Blake
Brachiaria jaliscana F. Santana **(JAL)**
Brachiaria meziana Hitchc.
Brachiaria ophryodes Chase
Brachypodium pringlei Scribn. ex Beal
Bromus attenuatus Swallen
Bromus densus Swallen
** *Bromus dolichocarpus* Wagnon
Bromus meyeri Swallen **(NL)**
* *Bromus mucroglumis* Wagnon
Bromus thysanoglottis Soderstr. et Beaman
Buchlomimus nervatus (Swallen) Reeder, C. Reeder et Rzed.
Calamagrostis coahuilensis P.M. Peterson, Soreng et Valdés-Reyna
Calamagrostis divaricata P.M. Peterson et Soreng **(DGO)**
Calamagrostis erectifolia Hitchc.
Calamagrostis eriantha (Kunth) Steud.
** *Calamagrostis guatemalensis* Hitchc.
Calamagrostis pringlei Beal
* *Calamagrostis tolucensis* (Kunth) Trin. ex Steud.
Calamagrostis valida Sohns
* *Calamagrostis vulcanica* Swallen
** *Cathestecum brevifolium* Swallen
* *Cathestecum erectum* Vasey et Hack.

Apéndice 1. Continuación.

Cathestecum prostratum J. Presl
Cathestecum varium Swallen
** *Cenchrus multiflorus* J. Presl
Cenchrus palmeri Vasey
Chasmanthium curvifolium (Valdés-Reyna, Morden et Hatch) Wipff et S.D. Jones **(TAM)**
* *Chloris andropogonoides* E. Fourn. **(NL)**
* *Chloris cucullata* Bisch.
* *Chloris subdolichostachya* Müll. Berol.
** *Chloris submutica* Kunth
* *Chondrosum brevisetum* (Vasey) Clayton
Chondrosum chasei (Swallen) Clayton **(CHIH)**
Chondrosum elatum (Reeder et C. Reeder) Clayton
Chondrosum eriostachyum (Swallen) Clayton **(COAH)**
* *Chondrosum parryi* E. Fourn.
Chondrosum scorpioides (Lag.) Kunth
* *Chondrosum trifidum* (Thurb.) Clayton
Chusquea aperta L.G. Clark **(OAX)**
Chusquea bilimekii E. Fourn.
Chusquea circinata Soderstr. et C.E. Calderón
Chusquea galeottiana Rupr. ex Munro
Chusquea glauca L.G. Clark
** *Chusquea lanceolata* Hitchc.
Chusquea mulleri Munro
** *Chusquea nelsonii* Scribn. et J.G. Sm.
Chusquea perotensis L.G. Clark, G. Cortés et Cházaro **(VER)**
Chusquea repens L.G. Clark et Londoño ssp. *oaxacensis* L.G. Clark et Londoño **(OAX)**
Chusquea repens L.G. Clark et Londoño ssp. *repens* **(CHIS)**
** *Coelorachis ramosa* (E. Fourn.) Nash
Ctenium planifolium (J. Presl) Kunth
Ctenium plumosum (Hitchc.) Swallen
Cyclostachya stolonifera (Scribn.) Reeder et C. Reeder
Danthonia chiapasensis Davidse **(CHIS)**
Deschampsia liebmanniana (E. Fourn.) Hitchc.
Digitaria badia (Scribn. et Merr.) Fernald **(CHIS)**
Digitaria breedlovei R.W. Pohl et Davidse **(CHIS)**
Digitaria distans (Chase) Fernald **(JAL)**
* *Digitaria hitchcockii* (Chase) Stuck.
** *Digitaria leucites* (Trin.) Henrard
Digitaria paniculata Soderstr. ex McVaugh **(JAL)** **(Pr)**
* *Digitaria patens* (Swallen) Henrard
Distichlis bajaensis H.L. Bell **(BC)**
Distichlis palmeri (Vasey) Fassett
Echinochloa holciformis (Kunth) Chase
Echinochloa jaliscana McVaugh
Echinochloa oplismenoides (E. Fourn.) Hitchc.
** *Echinolaena standleyi* (Hitchc.) Stieber
* *Elionurus barbiculmis* Hack.
* *Elymus arizonicus* (Scribn. et J.G. Sm.) Gould
Enteropogon brandegeei (Vasey ex Brandegee) Clayton **(BCS)**
*** *Enteropogon chlorideus* (J. Presl) Clayton
** *Eragrostis contrerasii* R.W. Pohl
* *Eragrostis erosa* Scribn. ex Beal
** *Eragrostis guatemalensis* Withers.
** *Eragrostis hirta* E. Fourn.
** *Eragrostis hondurensis* R.W. Pohl
* *Eragrostis obtusiflora* (E. Fourn.) Scribn.
* *Eragrostis palmeri* S. Watson
Eragrostis plumbea Scribn. ex Beal
Eragrostis pringlei Mattei
* *Eragrostis silveana* Swallen
** *Eriochloa lemmonii* Vasey et Scribn.
Eriochloa nelsonii Scribn. et J.G. Sm. var. *nelsonni*
Eriochloa nelsonii Scribn. et J.G. Sm. var. *papillosa* R.B. Shaw
* *Erioneuron avenaceum* (Kunth) Tateoka var. *nealleyi* (Vasey) Gould
Festuca bajacaliforniana Gonz.-Led. et S.D. Koch **(BC)**
Festuca bidenticulata E.B. Alexeev **(VER)**
Festuca callosa (Piper) St.-Yves **(PUE)**
Festuca coahuilana Gonz.-Led. et S.D. Koch **(COAH)**
Festuca diclina Darbysh. **(CHIH)**
Festuca X gonzalez-ledesmae Darbysh.
** *Festuca hephaestophila* Nees ex Steud.
Festuca hintoniana E.B. Alexeev **(NL)**
Festuca jaliscana E.B. Alexeev
* *Festuca ligulata* Swallen
Festuca livida (Kunth) Willd. ex Spreng.
Festuca longiligula Darbysh. **(COAH)**
** *Festuca lugens* (E. Fourn.) Hitchc. ex Hern.-Xol.

Apéndice 1. Continuación.

Festuca X miscella Darbysh. **(MÉX)**
Festuca orizabensis E.B. Alexeev
Festuca pringlei St.-Yves
Festuca roblensis Gonz.-Led.
* *Festuca rosei* Piper
Festuca rzedowskiana E.B. Alexeev **(MÉX)**
Festuca tancitaroensis Gonz.-Led. et S.D. Koch **(MICH)**
Festuca valdesii Gonz.-Led. et S.D. Koch
** *Festuca willdenoviana* Schult.
Gouinia isabelensis J.J. Ortiz **(NAY)**
Gouinia mexicana (Scribn.) Vasey **(SLP)**
Gouinia papillosa Swallen
Griffithsochloa multifida (Griffiths) G.J. Pierce
** *Guadua aculeta* Rupr. ex E. Fourn.
** *Guadua longifolia* (E. Fourn.) R.W. Pohl
Guadua velutina Londoño et L.G. Clark
** *Hierochloe mexicana* (Rupr. ex E. Fourn.) Hitchc.
Hilaria annua Reeder et C. Reeder **(COL)**
* *Hilaria belangeri* (Steud.) Nash var. *belangeri*
* *Hilaria belangeri* (Steud.) Nash var. *longifolia* (Vasey) Hitchc.
** *Hilaria cenchroides* Kunth
Hilaria ciliata (Scribn.) Nash
Hilaria hintonii Sohns
Hilaria semplei Sohns **(MICH)**
* *Hilaria swallenii* Cory
* *Hordeum arizonicum* Covas
** *Ichnanthus lanceolatus* Scribn. et J.G. Sm.
** *Isachne pubescens* Swallen
Ixophorus palmeri (Vasey) Beetle
** *Leersia ligularis* Trin. var. *breviligulata* (Prodoehl) Pyrah
Leersia ligularis Trin. var. *ligularis*
Leptochloa aquatica Scribn. et Merr.
* *Leptochloa viscida* (Scribn.) Beal
Leptocoryphium villaregalis McVaugh et R. Guzmán **(JAL)**
Luziola gracillima Prodoehl
* *Melica montezumae* Piper
** *Mesosetum blakei* Swallen
Mesosetum stoloniferus Swallen
Metcalfia mexicana (Scribn.) Conert
Muhlenbergia aguascalientensis Y. Herrera et de la Cerda **(AGS)**
Muhlenbergia alamosae Vasey
Muhlenbergia annua (Vasey) Swallen
* *Muhlenbergia appressa* C.O. Goodd.
* *Muhlenbergia arenacea* (Buckley) Hitchc.
Muhlenbergia argentea Vasey **(CHIH)**
* *Muhlenbergia arizonica* Scribn.
* *Muhlenbergia arsenei* Hitchc.
Muhlenbergia articulata Scribn.
Muhlenbergia biloba Hitchc.
Muhlenbergia brandegeei C. Reeder **(BCS)**
Muhlenbergia brevifolia Scribn. ex Beal
** *Muhlenbergia breviligula* Hitchc.
* *Muhlenbergia brevis* C.O. Goodd.
Muhlenbergia breviseta Griseb. ex E. Fourn.
Muhlenbergia brevivaginata Swallen
Muhlenbergia capillipes (M.E. Jones) P.M. Peterson et Annable **(CHIH)**
*** *Muhlenbergia confusa* (E. Fourn.) Swallen
Muhlenbergia crispiseta Hitchc.
Muhlenbergia cualensis Y. Herrera et P.M. Peterson **(JAL)**
Muhlenbergia decumbens Swallen **(CHIH)**
* *Muhlenbergia depauperata* Scribn.
Muhlenbergia distans Swallen ex Hitchc.
* *Muhlenbergia distichophylla* (J. Presl) Kunth
* *Muhlenbergia dubia* E. Fourn.
* *Muhlenbergia dumosa* Scribn.
Muhlenbergia durangensis Y. Herrera
* *Muhlenbergia elongata* Scribn. ex Beal
* *Muhlenbergia eludens* C. Reeder
* *Muhlenbergia emersleyi* Vasey
Muhlenbergia eriophylla Swallen
Muhlenbergia flavida Vasey
Muhlenbergia flaviseta Scribn. **(DGO)**
* *Muhlenbergia fragilis* Swallen
Muhlenbergia gigantea (E. Fourn.) Hitchc.
* *Muhlenbergia glauca* (Nees) Mez
Muhlenbergia grandis Vasey
Muhlenbergia gypsophila Reeder et C. Reeder
Muhlenbergia hintonii Swallen **(MÉX)**
Muhlenbergia iridifolia Soderstr. **(JAL)**
Muhlenbergia jaime-hintonii P.M. Peterson et Valdés-Reyna **(NL)**
Muhlenbergia jaliscana Swallen **(JAL)**
Muhlenbergia laxa Hitchc. **(VER)**
Muhlenbergia ligulata (E. Fourn.) Scribn. et Merr.

Apéndice 1. Continuación.

Muhlenbergia longiglumis Vasey
* *Muhlenbergia longiligula* Hitchc.
Muhlenbergia lucida Swallen
** *Muhlenbergia macroura* (Kunth) Hitchc.
Muhlenbergia majalcensis P.M. Peterson **(CHIH)**
Muhlenbergia michisensis Y. Herrera et P.M. Peterson **(DGO)**
Muhlenbergia mucronata (Kunth) Trinius
Muhlenbergia mutica (Rupr. ex E. Fourn.) Hitchc.
** *Muhlenbergia orophila* Swallen
* *Muhlenbergia palmeri* Vasey
* *Muhlenbergia pauciflora* Buckley
* *Muhlenbergia pectinata* C.O. Goodd.
Muhlenbergia pilosa P.M. Peterson, Wippf et S.D. Jones **(MÉX)**
** *Muhlenbergia plumbea* (Trin.) Hitchc.
* *Muhlenbergia polycaulis* Scribn.
Muhlenbergia pubescens (Kunth) Hitchc.
Muhlenbergia pubigluma Swallen
Muhlenbergia purpusii Mez
** *Muhlenbergia quadridentata* (Kunth) Trin.
Muhlenbergia reederorum Soderstr.
* *Muhlenbergia rigens* (Benth.) Hitchc.
** *Muhlenbergia robusta* (E. Fourn.) Hitchc.
Muhlenbergia schmitzii Hack.
Muhlenbergia scoparia Vasey
Muhlenbergia seatonii Scribn.
* *Muhlenbergia setifolia* Vasey
* *Muhlenbergia sinuosa* Swallen
Muhlenbergia speciosa Vasey
Muhlenbergia spiciformis Trin.
* *Muhlenbergia straminea* Hitchc.
Muhlenbergia stricta (J. Presl) Kunth
Muhlenbergia strictior Scribn. ex Beal
Muhlenbergia subaristata Swallen **(DGO)**
Muhlenbergia subbiflora Hitchc. **(DGO)**
Muhlenbergia tarahumara P.M. Peterson et Columbus **(CHIH)**
* *Muhlenbergia texana* Buckley
Muhlenbergia trifida Hack.
** *Muhlenbergia vaginata* Swallen
** *Muhlenbergia versicolor* Swallen
Muhlenbergia villiflora Hitchc.
* *Muhlenbergia virescens* (Kunth) Trin.
Muhlenbergia virlettii (E. Fourn.) Soderstr.
Muhlenbergia watsoniana Hitchc.
Muhlenbergia xanthodas Soderstr. **(CHIS)**
** *Olmeca clarkiae* (Davidse et R.W. Pohl) Ruiz-Sanchez, Sosa et Mejía Saules
Olmeca fulgor (Soderstr.) Ruiz-Sanchez, Sosa et Mejía Saules
Olmeca recta Soderstr. **(VER)** (**P**)
Olmeca reflexa Soderstr. (**P**)
Olmeca zapotecorum Ruiz-Sanchez, Sosa et Mejía Saules **(OAX)**
Opizia bracteata McVaugh **(MICH)**
Otatea acuminata (Munro) C.E. Calderón et Soderstr.
Otatea aztecorum (McClure et E.W. Sm.) C.E. Calderón et Soderstr.
Otatea carrilloi Ruiz-Sanchez, Sosa et Mejía-Saules **(CHIS)**
Otatea glauca L. G. Clark et G. Cortés **(CHIS)**
Otatea reynosoana Ruiz-Sanchez et L.G. Clark
Otatea transvolcanica Ruiz-Sanchez et L.G. Clark
Otatea ximenae Ruiz-Sanchez et L.G. Clark **(OAX)**
Panicum aztecanum Zuloaga et Morrone
** *Panicum bartlettii* Swallen
** *Panicum biglandulare* Scribn. et J. G. Sm.
* *Panicum capillarioides* Vasey
** *Panicum cayoense* Swallen
Panicum crateriferum Sohns **(GRO)**
Panicum decolorans Kunth
** *Panicum guatemalense* Swallen
* *Panicum havardii* Vasey
** *Panicum incumbens* Swallen
Panicum lepidulum Hitchc. et Chase
Panicum longum Hitchc. et Chase **(VER)**
Panicum macrospermum (Gould) Espejo et López-Ferr.
* *Panicum nodatum* Hitchc. et Chase
* *Panicum pampinosum* Hitchc. et Chase
*** *Panicum pedicellatum* Vasey
* *Panicum plenum* Hitchc. et Chase
Panicum tamaulipense F.R. Waller et Morden
** *Panicum tuerckheimii* Hack.
Panicum vaseyanum Scribn. ex Beal
* *Pappophorum bicolor* E. Fourn.
** *Paspalum adoperiens* (E. Fourn.) Chase
** *Paspalum affine* Steud.
Paspalum arsenei Chase

Apéndice 1. Continuación.

Paspalum chiapense Sánchez-Ken **(CHIS)**
** *Paspalum culiacanum* Vasey
** *Paspalum cymbiforme* E. Fourn.
Paspalum erectum Chase
Paspalum guayanerum Beetle
Paspalum hintonii Chase
Paspalum leptachne Chase **(NAY)**
Paspalum longicuspe Nash
Paspalum longum Chase ex I.M. Johnst. **(COL)**
Paspalum luxurians R. Guzmán et L. Rico **(JAL)**
Paspalum mayanum Chase ex Swallen
Paspalum mutabile Chase
Paspalum nelsonii Chase **(CHIS)**
Paspalum palmeri Chase
Paspalum sparsum Chase ex Swallen
Paspalum tinctum Chase
Paspalum tolucensis R. Guzmán **(MÉX)**
** *Paspalum variabile* (E. Fourn.) Nash
Paspalum virletii E. Fourn.
Paspalum yecorae Sánchez-Ken **(SON)**
Pennisetum crinitum (Kunth) Spreng.
Pennisetum durum Beal **(CHIH)**
Pennisetum prolificum Chase
Pentarrhaphis polymorpha (E. Fourn.) Griffiths
** *Pentarrhaphis scabra* Kunth
** *Pereilema ciliatum* E. Fourn.
** *Peyritschia koelerioides* (Peyr.) E. Fourn.
Piptochaetium angustifolium (Hitchc.) Valencia et Costas
Piptochaetium brevicalyx (E. Fourn.) Ricker
Piptochaetium leianthum (Hitchc.) Beetle
* *Piptochaetium pringlei* (Scribn. ex Beal) Parodi
** *Piptochaetium seleri* (Pilg.) Henrard
** *Piptochaetium virescens* (Kunth) Parodi
Poa albescens Hitchc.
Poa bajaensis Soreng **(BC)**
* *Poa bigelovii* Vasey et Scribn.
Poa matri-occidentalis P.M. Peterson et Soreng **(DGO)**
Poa mulleri Swallen **(NL)**
** *Poa orizabensis* Hitchc.
Poa ruprechtii Peyr.
Poa seleri Pilg.
Poa sharpii Swallen
* *Poa strictiramea* Hitchc.
** *Poa tacanae* Swallen
Pringleochloa stolonifera (E. Fourn.) Scribn.
Reederochloa eludens Soderstr. et H.F. Decker
** *Rhipidocladum bartlettii* (McClure) McClure
Rhipidocladum martinezii Davidse et R.W. Pohl **(CHIS)**
Schaffnerella gracilis (Benth.) Nash **(CHIS)**
Schizachyrium gaumeri Nash
Schizachyrium mexicanum (Hitchc.) A. Camus
Schizachyrium muelleri Nash **(VER)**
Schizachyrium myosurum (J. Presl) A. Camus
* *Setaria arizonica* Rominger
Setaria latifolia (Scribn.) R.W.A. Herrm.
** *Setaria longipila* E. Fourn.
Setaria palmeri Henrard **(BCS)**
* *Setaria ramiseta* (Scribn.) Pilg.
* *Setaria scheelei* (Steud.) Hitchc.
* *Setaria texana* Emery
** *Setaria variifolia* (Swallen) Davidse
* *Setaria villosissima* (Scribn. et Merr.) K. Schum.
Setariopsis latiglumis (Vasey) Scribn.
Soderstromia mexicana (Scribn.) C.V. Morton **(GRO)**
Sohnsia filifolia (E. Fourn.) Airy Shaw **(SLP)**
** *Sorghastrum brunneum* Swallen
Sorghastrum nudipes Nash
Sorghastrum pohlianum Dávila, L.I. Cabrera et Lira **(COL)**
** *Sorghum trichocladum* (Rupr. ex Hack.) Kuntze
* *Sphenopholis interrupta* (Buckley) Scribn.
Sporobolus atrovirens (Kunth) Kunth
*** *Sporobolus buckleyi* Vasey
Sporobolus coahuilensis Valdés-Reyna
** *Sporobolus erectus* Hitchc.
Sporobolus hintonii T.G. Hartley **(MÉX)**
Sporobolus macrospermus Scribn. ex Beal
* *Sporobolus nealleyi* Vasey
Sporobolus palmeri Scribn.
Sporobolus potosiensis Wipff et S.D. Jones **(SLP)**
Sporobolus spiciformis Swallen
Sporobolus splendens Swallen
Sporobolus trichodes Hitchc.
Steinchisma cupreum (Hitchc. et Chase) W.V. Br.
Stipa acuta Swallen **(COAH)**
Stipa alta Swallen **(COAH)**
Stipa bracteata Swallen **(BC)**

Apéndice 1. Continuación.

Stipa clandestina Hack.
Stipa constricta Hitchc.
* *Stipa curvifolia* Swallen
Stipa editorum E. Fourn.
* *Stipa eminens* Cav.
Stipa hirticulmis S.L. Hatch **(NL)**
Stipa multinodis Scribn. ex Beal
Stipa saxicola Hitchc. **(PUE)**
Stipa virlettii E. Fourn. **(SLP)**
Trachypogon palmeri Nash **(JAL)**
* *Trichoneura elegans* Swallen
* *Tridens texanus* (S. Watson) Nash
Triniochloa gracilis Gómez-Sánchez et Gonz.-Led.
Triniochloa laxa Hitchc. **(CHIH) (P)**
Triniochloa micrantha (Scribn.) Hitchc. **(P)**
Triniochloa talpensis Gonz.-Led. et Gómez Sánchez **(JAL)**
** *Tripsacum intermedium* de Wet et J.R. Harlan
** *Tripsacum jalapense* de Wet et Brinker
** *Tripsacum lanceolatum* Rupr. ex E. Fourn.
** *Tripsacum maizar* E. Hern. et Randolph **(A)**
Tripsacum manisuroides de Wet et Harlan **(CHIS)**
** *Tripsacum pilosum* Scribn. et Merr.
** *Tripsacum zopilotense* E. Hern. et Randolph **(Pr)**
** *Trisetum angustum* Swallen
Trisetum curvisetum Morden et Valdés-Reyna **(NL)**
Trisetum durangense Finot et P.M. Peterson **(DGO)**
Trisetum filifolium Scribn. ex Beal
Trisetum ligulatum Finot et Zuloaga
Trisetum marthagonzaleziae P.M. Peterson et Finot
Trisetum palmeri Hitchc.
** *Trisetum pinetorum* Swallen
** *Trisetum rosei* Scribn. et Merr.
Trisetum spellenbergii Soreng, Finot et P.M. Peterson
** *Trisetum viride* (Kunth) Kunth
Trisetum virletii E. Fourn.
Tristachya angustifolia Hitchc. **(NAY)**
** *Tristachya avenacea* (J. Presl) Scribn. et Merr.
Tristachya contrerasii R. Guzmán **(JAL)**
Tristachya laxa Scribn. et Merr.
Tristachya papilosa R. Guzmán **(NAY)**
Tuctoria fragilis (Swallen) Reeder
Urochloa venosa (Swallen) Morrone et Zuloaga **(MICH)**
Zea diploperennis H.H. Iltis, Doebley et R. Guzmán **(JAL) (A)**
*** *Zea luxurians* (Durieu et Asch.) R.M. Bird **(OAX)**
** *Zea mays* L. ssp. *mexicana* H.H. Iltis
Zea perennis (Hitchc.) Reeves et Mangelsd. **(JAL) (P)**
Zeugites capillaris (Hitchc.) Swallen
Zeugites hackelii Swallen
Zeugites hintonii T.G. Hartley **(MÉX)**
Zeugites latifolius (Rupr. ex E. Fourn.) Hemsl.
** *Zeugites munroanus* Hemsl.
Zeugites pittieri Hack. **(OAX)**
Zeugites sagittatus Hartley **(MÉX)**

Pontederiaceae
* *Heteranthera mexicana* S. Watson **(P)**

Smilacaceae
** *Smilax aristolochiifolia* Mill.
Smilax chiapensis Lundell **(CHIS)**
Smilax cordifolia Humb. et Bonpl. ex Willd.
Smilax densiflora A. DC. **(MÉX)**
Smilax erythrocarpa Kunth
** *Smilax jalapensis* Schltdl.
Smilax moranensis M. Martens et Galeotti
Smilax occidentalis C.V. Morton **(GRO)**
** *Smilax ornata* Lem.
Smilax paniculata M. Martens et Galeotti **(VER)**
Smilax pringlei Greenm.
Smilax purpusii Brandegee **(CHIS)**
** *Smilax regelii* Killip et C.V. Morton
** *Smilax velutina* Killip et C.V. Morton

Triuridaceae
Lacandonia schismatica E. Martínez et Ramos **(CHIS) (Pr)**
** *Triuris brevistylis* Donn. Sm.

Xyridaceae
Xyris mexicana S. Watson

Zingiberaceae
** *Renealmia pacifica* (Maas) Maas et H. Maas

APÉNDICE 2

Géneros de monocotiledóneas presentes en México. Se indica para cada uno el número total de especies (taxa) presentes en el país, así como el de especies (taxa) endémicas al mismo.

Agavaceae
Agave 128 (169)/113 (139); *Beschorneria* 8 (9)/6 (7); *Furcraea* 13/9; *Hesperaloe 7 (*8)/6; *Hesperoyucca* 1(3)/1 (2); *Manfreda* 31/25; *Polianthes* 17 (20)/16 (19); *Prochnyanthes* 1/1; *Yucca* 33 (34)/16

Alismaceae
Echinodorus 8/1; *Hydrocleys* 1/0; *Limnocharis* 2/0; *Sagittaria* 9 (10)/2

Alliaceae
Allium 27/17; *Bessera* 2/2; *Bloomeria* 2/0; *Brodiaea* 2/0 *Dandya* 4/4; *Dichelostemma* 2/0; *Diphalangium* 1/1; *Jaimehintonia* 1/1; *Milla* 10/9; *Muilla* 1/0; *Nothoscordum* 3/0; *Petronymphe* 1/1; *Triteleia* 1/1; *Triteleiopsis* 1/1

Alstroemeriaceae
Bomarea 5/2

Amaryllidaceae
Chlidanthus 1/1; *Crinum* 3/0; *Eucharis* 1/0; *Habranthus* 8/7; *Hymenocallis* 32/31; *Sprekelia* 2/1; *Zephyranthes* 34/22

Anthericaceae
Echeandia 65 (66)/55

Araceae
Anthurium 45 (50)/29 (31); *Arisaema* 2/1; *Caladium* 1/0; *Dieffenbachia* 2/0; *Dracontium* 1/0; *Lemna* 7/0; *Monstera* 8/1; *Montrichardia* 1/0; *Philodendron* 26 (28)/9; *Pistia* 1/0; *Rhodospatha* 1/0; *Spathiphyllum* 7/2; *Spirodela* 2/0; *Stenospermation* 1/0; *Syngonium* 8/1; *Wolffia* 2/0; *Wolffiella* 4/0; *Xanthosoma* 8/2

Arecaceae
Acoelorrhaphe 1/0; *Acrocomia* 1/0; *Astrocaryum* 1/0; *Attalea* 3/1; *Bactris* 2 (3)/0; *Brahea* 14/12; *Calyptrogyne* 1/0; *Chamaedorea* 46/20; *Coccothrinax* 1/1; *Cocos* 1/0; *Cryosophila* 2/1; *Desmoncus* 3/0; *Gaussia* 2/1; *Geonoma* 1/0; *Pseudophoenix* 1/0; *Reinhardtia* 2/0; *Roystonea* 2/0; *Sabal* 7/4; *Synechanthus* 1/0; *Thrinax* 1/0; *Washingtonia* 2/0

Asphodelaceae
Aloe 1/0; *Asphodelus* 1/0; *Kniphofia* 1/0

Bromeliaceae
Aechmea 9/2; *Androlepis* 1/0; *Billbergia* 2/0; *Bromelia* 4/2; *Catopsis* 17/4; *Fosterella* 1/0; *Greigia* 2/2; *Guzmania* 2/0; *Hechtia* 58/55; *Hohenbergia* 1/1; *Hohenbergiopsis* 1/0; *Pepinia* 2/1; *Pitcairnia* 47/38; *Racinaea* 2/1; *Tillandsia* 232 (239)/172 (176); *Ursulaea 2/2; Viridantha* 7/7; *Vriesea* 2/1; *Werauhia* 8/2

Burmanniaceae
Apteria 1/0; *Burmannia* 2/0; *Dictyostega* 1/0; *Gymnosiphon* 3/0

Cannaceae
Canna 4/0

Apéndice 2. Continuación.

Commelinaceae
Callisia 14 (16)/7; *Commelina* 21 (22)/11; *Dichorisandra* 2/0; *Gibasis* 14 (18)/11 (15); *Gibasoides* 1/1; *Matudanthus* 1/1; *Murdannia* 1/0; *Thyrsanthemum* 3/3; *Tinantia* 9/2; *Tradescantia* 43 (46)/25; *Tripogandra* 13/6; *Weldenia* 1/0
Convallariaceae
Maianthemum 11 (12)/3; Polygonatum 1/0
Costaceae
Costus 6 (7)/1
Cyclanthaceae
Asplundia 2/1; *Carludovica* 2/0; *Cyclanthus* 1/0; *Dicranopygium* 1/0
Cymodoceaceae
Halodule 2/0; *Syringodium* 1/0
Cyperaceae
Amphiscirpus 1/0; *Bolboschoenus* 2/0; *Bulbostylis* 14/4; *Calyptrocarya* 1/0; *Carex* 124 (128)/51; *Cladium* 2/0; *Cyperus* 85 (88)/16 (17); *Cypringlea* 3/3; *Eleocharis* 49/12; *Fimbristylis* 14/3; *Fuirena* 7 (8)/2; *Hypolytrum* 1/0; *Isolepis* 2/0; *Karinia* 1/1 *Kyllinga* 3/0; *Lipocarpha* 5/0; *Oxycaryum* 1/0; *Pycreus* 9/1; *Remirea* 1/0; *Rhynchospora* 48 (52)/8; *Schoenoplectiella* 2/0; *Schoenoplectus* 5/0; *Schoenus* 1/0; *Scirpus* 3/0; *Scleria* 26/2; *Uncinia* 3/0
Dioscoreaceae
Dioscorea 75 (77)/50
Dracaenaceae
Dracaena 1/0
Eriocaulaceae
Eriocaulon 15/9; *Paepalanthus* 3/2; *Syngonanthus* 2/1; *Tonina* 1/0
Funkiaceae
Hesperocallis 1/0
Haemodoraceae
Xiphidium 1/0
Heliconiaceae
Heliconia 14/2
Hyacinthaceae
Chlorogalum 1/0; *Hemiphylacus* 5/5
Hydrocharitaceae
Egeria 1/0; *Halophila* 2/0; *Hydrilla* 1/0; *Limnobium* 1/0; *Najas* 3/0; *Thalassia* 1/0; *Vallisneria* 1/0
Hypoxidaceae
Curculigo 1/0; *Hypoxis* 9/6
Iridaceae
Ainea 1/1; *Alophia* 4/2; *Calydorea* 2/2; *Cipura* 2/0; *Colima* 2/2; *Cypella* 2/2; *Eleutherine* 1/0; *Fosteria* 1/1; *Iris* 1/0; *Nemastylis* 1 (5)/1 (4); *Neomarica* 1/0; *Orthrosanthus* 2/1; *Rigidella* 4/2; *Sessilanthera* 3/2; *Sisyrinchium* 44/28; *Tigridia* 36 (37)/31 (32); *Trimezia* 2/1

Apéndice 2. Continuación.

Juncaceae
Juncus 20 (22)/2; *Luzula* 4/0
Juncaginaceae
Lilaea 1/0; *Triglochin* 2/0
Liliaceae
Calochortus 22 (23)/14 (15); *Fritillaria* 1/0; *Lilium* 3/0
Marantaceae
Calathea 13/5; *Ischnosiphon* 1/0; *Maranta* 2/0; *Stromanthe* 2/1; *Thalia* 1/0
Mayacaceae
Mayaca 1/0
Melanthiaceae
Anticlea 6/3; *Schoenocaulon* 25 (26)/23 (24); *Toxicoscordium* 2/0; *Veratrum* 1/0
Musaceae
Musa 1/0
Nolinaceae
Beaucarnea 8/6; *Calibanus* 2/2; *Dasylirion* 21/17; *Nolina* 22/16
Orchidaceae
Acianthera 19/9; *Acineta* 3/1; *Alamania* 1 (2)/1 (2); *Anathallis* 12/4; *Arpophyllum* 5/2; *Artorima* 1/1; *Aspidogyne* 1/0; *Aulosepalum* 7/4; *Barbosella* 1/0; *Barkeria* 15/12; *Beloglottis* 3/0; *Bletia* 27/18; *Brachystele* 3/2; *Brassavola* 3/0; *Brassia* 5/1; *Bulbophyllum* 5/3; *Calanthe* 1/0; *Camaridium* 11/4; *Campylocentrum* 8/0; *Catasetum* 3/2; *Caularthron* 1/0; *Chondrorhyncha* 1/0; *Christensonella* 1/0; *Chysis* 4/2; *Clowesia* 5/4; *Cochleanthes* 1/0; *Coelia* 5/0; *Comparettia* 1/0; *Corallorhiza* 10/5; *Coryanthes* 1/0; *Corymborkis* 1/0; *Cranichis* 12/3; *Cryptarrhena* 1/0; *Cuitlauzina* 7/3; *Cyclopogon* 10/3; *Cycnoches* 2/0; *Cypripedium* 3/1; *Cyrtochiloides* 1/0; *Cyrtopodium* 1/0; *Deiregyne* 14/13; *Dendrophylax* 1/0; *Dichaea* 10/0; *Dichromanthus* 4/1; *Dimerandra* 1/0; *Dinema* 1/0; *Domingoa* 3/2; *Dracula* 1/0; *Dryadella* 3/0; *Elleanthus* 5/1; *Encyclia* 42 (43)/25 (26); *Epidendrum* 123/51; *Epipactis* 1/0; *Eriopsis* 1/0; *Erycina* 5/2; *Eulophia* 1/0; *Eurystyles* 2/0; *Funkiella* 9/4; *Galeandra* 2/1; *Galeoglossum* 4/4; *Galeottia* 1/1; *Galeottiella* 1/1; *Gongora* 8/1; *Goodyera* 8/5; *Govenia* 16/9; *Guarianthe* 4/0; *Habenaria* 75/51; *Hagsatera* 2/2; *Helleriella* 2/1; *Heterotaxis* 2/0; *Hexalectris* 8 (9)/4; *Hintonella* 1/1; *Homalopetalum* 3/2; *Ionopsis* 2/0; *Isochilus* 11/4; *Jacquiniella* 7/1; *Kefersteinia* 1/0; *Kegeliella* 1/0; *Kionophyton* 3/2; *Kraenzlinella* 2/1; *Kreodanthus* 3/1; *Lacaena* 1/0; *Laelia* 11/9; *Leochilus* 6/2; *Lepanthes* 63 (64)/45; *Lepanthopsis* 1/0; *Ligeophila* 1/0; *Liparis* 11/6; *Lockhartia* 3/1; *Lycaste* 9/1; *Lyroglossa* 1/0; *Macradenia* 1/0; *Macroclinium* 4/2; *Malaxis* 68/52; *Masdevallia* 3/0; *Maxillaria* 3/1; *Maxillariella* 8/1; *Meiracyllium* 2/1; *Mesadenella* 1/0; *Mesadenus* 4/2; *Mexipedium* 1/1; *Michrochilus* 3/1; *Microepidendrum* 1/1; *Mormodes* 17 (18)/13 (14); *Mormolyca* 4/1; *Myoxanthus* 3/0; *Myrmecophila* 6 (7)/4; *Nemaconia* 6/2; *Nidema* 1/0; *Notylia* 5 (6)/3; *Ocampoa* 1/0; *Oeceoclades* 1/0; *Oestlundia* 4/4; *Oncidium* 37 (38)/23; *Ornithidium* 1/1; *Ornithocephalus* 7/4; *Pachyphyllum* 1/1; *Palmorchis* 1/0; *Papperitzia* 1/1; *Pelexia* 6/0; *Phloeophila* 1/0; *Phragmipedium* 1/0; *Physogyne* 3/3; *Piperia* 1/0; *Platanthera* 6/3; *Platystele* 10/0; *Platythelys* 3/0; *Plectrophora* 1/0; *Pleurothallis*

Apéndice 2. Continuación.

10/0; *Pleurothallopsis* 1/0; *Polystachya* 3/1; *Ponera* 2/1; *Ponthieva* 12/3; *Potosia* 3/3; *Prescottia* 5/2; *Prosthechea* 46 (47)/24; *Pseudogoodyera* 1/1; *Psilochilus* 1/0; *Pteroglossa* 1/0; *Restrepia* 2/0; *Restrepiella* 1/0; *Rhetinantha* 3/0; *Rhyncholaelia* 2/0; *Rhynchostele* 16/9; *Rodriguezia* 1/1; *Rossioglossum* 5/3; *Sacoila* 1/0; *Sarcoglottis* 9/2; *Scaphosepalum* 2/0; *Scaphyglottis* 13/0; *Scelochilus* 1/0; *Schiedeella* 12 (14)/9 (10); *Sigmatostalix* 2/1; *Sobralia* 9/1; *Sotoa* 1/1; *Specklinia* 17/1; *Spiranthes* 4/1; *Stanhopea* 14/7; *Stelis* 59/23; *Stellilabium* 1/0; *Stenorrhynchos* 2/0; *Svenkoeltzia* 4/4; *Tamayorkis* 4/1; *Teuscheria* 1/0; *Trichocentrum* 26/16; *Trichopilia* 3/1; *Trichosalpinx* 9/2; *Trigonidium* 1/0; *Triphora* 6/2; *Tropidia* 1/0; *Vanilla* 9/0; *Warczewiczella* 1/0; *Warrea* 1/0; *Wullschlaegelia* 1/0; *Xylobium* 3/0; *Zeuxine* 1/0

Poaceae

Acroceras 1/0; *Aegopogon* 3 (4)/1; *Agrostis* 22/7; *Aira* 1/0; *Allolepis* 1/0; *Alopecurus* 3/0; *Andropogon* 17/2; *Anthephora* 1/0; *Aristida* 37/13; *Arthropogon* 1/0; *Arthrostylidium* 2/0; *Arundinella* 3/1; *Aulonemia* 1/1; *Axonopus* 11/4; *Blepharidachne* 1/0; *Blepharoneuron* 2/1; *Bothriochloa* 10/1; *Bouteloua* 26/8; *Brachiaria* 10/3; *Brachypodium* 2/1; *Briza* 1/0; *Bromus* 14/4; *Buchloe* 1/0; *Buchlomimus* 1/1; *Calamagrostis* 12/6; *Cathestecum* 4/2; *Cenchrus* 9/1; *Chaetium* 1/0; *Chasmanthium* 2/1; *Chloris* 11/0; *Chondrosum* 11/4; *Chusquea* 17 (18)/8 (9); *Cinna* 1/0; *Coelorachis* 2/0; *Coix* 1/0; *Cottea* 1/0; *Cryptochloa* 1/0; *Ctenium* 2/2; *Cyclostachya* 1/1; *Cymbopogon* 2/0; *Cynodon* 3/0; *Dactylis* 1/0; *Dactyloctenium* 1/0; *Danthonia* 3/1; *Dasyochloa* 1/0; *Deschampsia* 4/1; *Dichanthium* 2/0; *Digitaria* 22/4; *Dissanthelium* 2/0; *Distichlis* 3/2; *Echinochloa* 10/3; *Echinolaena* 2/0; *Eleusine* 2/0; *Elionurus* 2/0; *Elymus* 6/0; *Enneapogon* 1/0; *Enteropogon* 2/1; *Eragrostis* 38/2; *Eriochloa* 8 (9)/1 (2); *Eriochrysis* 1/0; *Erioneuron 2 (*3)/0; *Euclasta* 1/0; *Eustachys* 1/0; *Festuca* 32/17; *Glyceria* 4/0; *Gouinia* 5/3; *Griffithsochloa* 1/1; *Guadua* 7/1; *Gymnopogon* 1/0; *Gynerium* 1/0; *Hackelochloa* 1/0; *Heteropogon* 2/0; *Hierochloe* 1/0; *Hilaria* 9 (10)/4; *Homolepis* 1/0; *Hordeum* 4/0; *Hymenachne* 1/0; *Hyparrhenia* 1/0; *Ichnanthus* 6 (7)/0; *Imperata* 3/0; *Isachne* 3/0; *Ischaemum* 2/0; *Ixophorus* 2/1; *Jouvea* 2/0; *Koeleria* 2/0; *Lasiacis 13 (*14)/0; *Leersia 4 (*6)/1; *Leptochloa* 9 (10)/1; *Leptocoryphium* 2/1; *Leymus* 2/0; *Limnodea* 1/0; *Lithachne* 1/0; *Luziola* 5/1; *Lycurus* 3/0; *Melica* 5/0; *Melinis* 1/0; *Mesosetum* 4/0; *Metcalfia* 1/1; *Microchloa* 1/0; *Monanthochloe* 1/0; *Muhlenbergia* 117/54; *Munroa* 1/0; *Nassella* 1/0; *Olmeca* 5/5; *Olyra* 2/0; *Opizia* 2/1; *Oplismenus* 3 (4)/0; *Orcuttia* 1/0; *Orthoclada* 1/0; *Oryza* 1/0; *Oryzopsis* 1/0; *Otatea* 8/7; *Panicum 81 (*82)/8; *Pappophorum* 4/0; *Paspalidium* 3/0; *Paspalum* 91/18; *Pennisetum* 9/3; *Pentarrhaphis* 2/1; *Pereilema* 3/0; *Peyritschia* 3/0; *Phalaris* 5/0; *Pharus* 4/0; *Phleum* 1/0; *Phragmites* 1/0; *Piptochaetium* 9/3; *Poa* 16/6; *Polypogon* 3/0; *Pringleochloa* 1/1; *Pseudoechinolaena* 1/0; *Pseudosclerochloa* 1/0; *Reederochloa* 1/1; *Reimarochloa* 1/0; *Rhipidocladum* 5/1; *Rhynchelytrum* 1/0; *Rhytachne* 1/0; *Saccharum* 2/0; *Sacciolepis* 2/0; *Schaffnerella* 1/1; *Schizachyrium* 13/4; *Scleropogon* 1/0; *Setaria* 24/2; *Setariopsis* 2/1; *Sitanion* 1/0; *Soderstromia* 1/1; *Sohnsia* 1/1; *Sorghastrum* 6/2; *Sorghum* 1/0; *Spartina* 6/0; *Sphenopholis* 2/0; *Sporobolus* 27/9; *Steinchisma* 1/1; *Stenotaphrum* 1/0; *Stipa* 27/10; *Streptochaeta* 2/0; *Streptogyne* 1/0; *Thrasya* 1/0; *Trachypogon* 1/1; *Tragus* 1/0; *Trichloris* 2/0; *Trichoneura* 1/0; *Tridens* 5/0; *Triniochloa* 5/4; *Triplasis* 1/0; *Tripogon* 1/0; *Tripsacum* 12/1; *Trisetum* 15/8; *Tristachya* 5/4; *Tuctoria* 1/1; *Uniola* 2/0; *Urochloa* 1/1; *Vulpia* 2 (3)/0; *Zea 4 (*5)/2; *Zeugites* 8/6; *Zizaniopsis* 1/0; *Zuloagaea* 1/0

Apéndice 2. Continuación.

Pontederiaceae
Eichhornia 4/0; *Heteranthera* 9/0; *Pontederia* 2/0
Potamogetonaceae
Potamogeton 8/0; *Ruppia* 2/0; *Stuckenia* 1/0; *Zannichelia* 1/0
Smilacaceae
Smilax 22/9
Triuridaceae
Lacandonia 1/1; *Sciaphila* 1/0; *Triuris* 2/0
Typhaceae
Sparganium 2/0; *Typha* 2/0
Xyridaceae
Xyris 4/1
Zingiberaceae
Hedychium 2/0; *Renealmia* 5/0
Zosteracaeae
Phyllospadix 2/0; *Zostera* 1/0



Acta Botanica Mexicana 100: 259-291 (2012)

LA FAMILIA ASTERACEAE EN LA FLORA DEL BAJÍO Y DE REGIONES ADYACENTES

José Luis Villaseñor[1] y Enrique Ortiz

Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México,
Departamento de Botánica. Apdo. postal 70-233, 04510 México, D.F., México.
[1]Autor para la correspondencia: vrios@ibiologia.unam.mx

RESUMEN

Con base en ejemplares de herbario recolectados, identificados y georreferenciados provenientes del territorio considerado por el proyecto Flora del Bajío y de regiones adyacentes, se analiza la riqueza de Asteraceae conocida en dicha región. Utilizando una división de la región en cuadros de 0.5° x 0.5°, el objetivo fue identificar los sitios de alta diversidad para la familia. La región tiene documentadas, con los ejemplares de herbario revisados, 681 especies de Asteraceae, distribuidas en 182 géneros; aquellos con mayor número de especies son *Ageratina* (39), *Stevia* (31), *Verbesina* (29) y *Acourtia* (27), mientras que 82 registran una sola. En promedio se encontró una proporción de 3.7 especies por género. Querétaro es la entidad federativa que más especies registró (504), seguida de Michoacán (490) y Guanajuato (389). Análisis estadísticos proyectan la existencia de 773 especies para la región de estudio, de las cuales se han registrado 681 (88% de las especies esperadas; de ese porcentaje faltante, al menos 66 (67%) han sido reportadas de alguna parte del Bajío y regiones adyacentes, pero hasta la fecha no se han observado ejemplares de herbario que respalden su presencia. Se evalúa la riqueza por cuadro y se proponen algunos considerados importantes para llevar a cabo futuras estrategias de conservación con base en los patrones de riqueza encontrados.

Palabras clave: Asteraceae, Bajío, Guanajuato, México, Michoacán, Querétaro, riqueza de especies.

ABSTRACT

Based on herbarium specimens identified and georeferenced, collected in the territory considered for the Flora of the Bajío and adjacent regions project, the family Asteraceae

richness known for the region is analyzed. The area was divided in grid squares of 0.5° x 0.5° size to identify areas with high diversity for the family. Currently the family has 681 species in the Bajío region, distributed in 182 genera; those with the largest number of species are *Ageratina* (39), *Stevia* (31), *Verbesina* (29), and *Acourtia* (27), whereas 82 genera have one species. On average there are 3.7 species per genus. Querétaro is the state with most species (504), followed by Michoacán (490) and Guanajuato (389). Statistical analyses project 773 species for the studied region of which 681 (88%) have been recorded; from them, at least 66 (67%) have been cited somewhere in the region, but no studied herbarium specimen until now has corroborated their presence. The floristic richness of Asteraceae is evaluated by square grids and several of them are proposed as important in future conservation strategies.

Key words: Asteraceae, Bajío, Guanajuato, México, Michoacán, Querétaro, species richness.

INTRODUCCIÓN

Es bien conocido que el Neotrópico es la región biogeográfica con la mayor biodiversidad del planeta (Myers et al., 2000). En particular México es considerado un sitio de concentración de diversidad y de endemicidad, comparado con muchas otras entidades políticas en el mundo (Mittermeier, 1988; Villaseñor, 2003). Los inventarios florísticos concluidos o en proceso están revelando regiones particularmente sobresalientes en diversidad vegetal; investigaciones en curso sugieren que la riqueza mínima promedio por unidad de área (utilizando una división del país en cuadros de 1° x 1°) es de 750 especies (García-Cruz et al., en preparación), aunque hay cuadros que tienen ya reportados valores superiores a las 3000 especies. Es todavía difícil, sin embargo, para muchos sitios del país definir con mayor precisión la riqueza florística existente, debido al pobre esfuerzo de recolecta realizado; otras regiones ya tienen tan degradado el ambiente que será difícil saber qué diversidad contenían, pues en muchas de ellas ya solamente se registran especies asociadas al disturbio antropogénico.

La región del Bajío está ubicada en la porción central del país y comprende los estados de Guanajuato y Querétaro y la porción noroeste de Michoacán (Fig. 1). Para muchas personas es una zona con un impacto humano negativo importante, que ha generado una disminución considerable de la cobertura vegetal original. Una evaluación del mapa de vegetación potencial del Instituto Nacional de Estadística y Geografía (Serie III, Anónimo, 2005), modificado para considerar en conjunto la

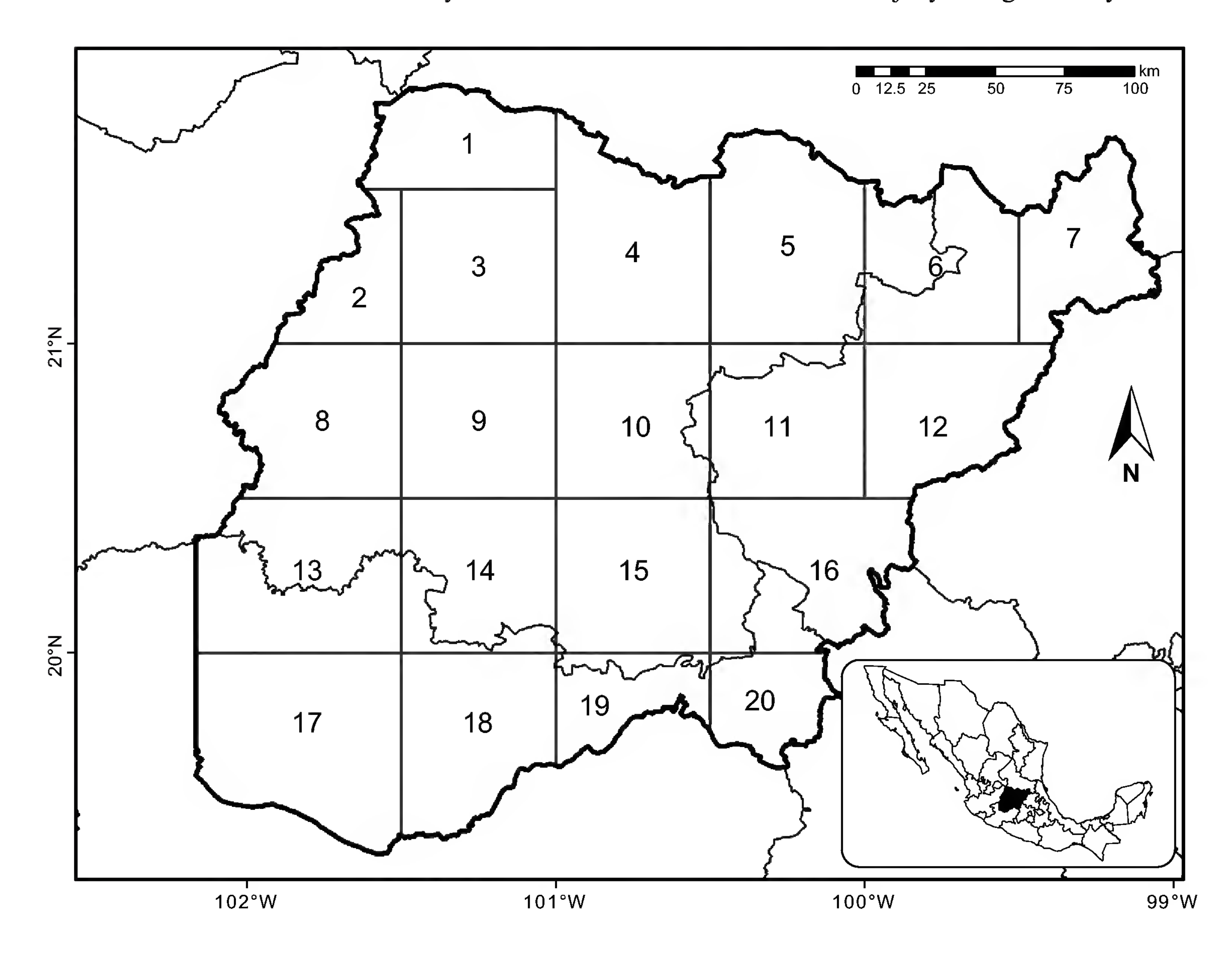


Fig. 1. Zona de estudio considerada por el proyecto Flora del Bajío y de regiones adyacentes. El territorio fue dividido en cuadros de 0.5° x 0.5°, algunos de ellos con relativamente poca superficie en la zona de estudio fusionados con sus cuadros vecinos.

porción con cobertura vegetal conservada (sin discriminar los diferentes tipos de vegetación) y sin vegetación aparente señala que la región del Bajío conserva nada más 44.4% de su cobertura original, pues 56.4% de su territorio ya es área ocupada por zonas agrícolas, urbanas o industriales. Debido a la importante influencia humana en la transformación de las comunidades vegetales originales, por muchos años se ha considerado que el Bajío mexicano es una zona con relativa pobreza de especies, visión que el proyecto “Flora del Bajío y de regiones adyacentes” ha venido a desmentir. Los resultados del mismo demuestran que la región alberga una importante proporción de la diversidad vegetal existente en el país.

La familia Asteraceae (o Compositae) es un substancial componente florístico, tanto de regiones con impacto antropocéntrico como de comunidades vegetales que todavía conservan su flora autóctona. De hecho ha sido utilizada como un

substituto o representante de la diversidad vegetal total; su correlación positiva y significativa con los demás miembros vegetales en inventarios florísticos de diferentes sitios del territorio nacional ha permitido utilizarla como modelo para estimar valores de riqueza total (Rzedowski, 1991; Villaseñor et al., 2007). Esta relación se mantiene en la región del Bajío y de las áreas adyacentes, pues con los inventarios locales que se han registrado en la zona hasta la fecha (Cuadro 1), se observa una importante correlación positiva entre las especies de Asteraceae y el total registrado en dichos inventarios (Fig. 2). La relación entre ambos grupos indica que en promedio, por cada especie de Asteraceae existen 6.3 de otras familias de plantas vasculares (Mínimo = 3.8, Máximo = 12.6, Desviación estándar = 2.4), un número menor a las 10 estimadas en promedio por Rzedowski (1991) a nivel nacional.

Cuadro 1. Inventarios florísticos llevados a cabo en el territorio que comprende el proyecto Flora del Bajío y de regiones adyacentes. El número en la columna Flora refiere a un código de archivo de la información del inventario respectivo en una base de datos.

Flora	Estado	Total de especies	Asteraceae especies	Referencia
161a	Guanajuato	197	36	Quero, 1984
161b	Guanajuato	440	95	Martínez-Cruz y Téllez-Valdés, 2004
176a	Guanajuato	239	58	Meagher, 1994
176b	Guanajuato	271	46	Gómez y Sánchez,1999
191a	Michoacán	975	198	Medina y Rodríguez, 1993
191b	Michoacán	706	149	Pérez-Calix, 1996
191c	Michoacán	768	159	Lot y Novelo, 1988
191d	Michoacán	1313	270	Espinosa y Rodríguez-Jiménez, 1995, 1996; Rodríguez-Jiménez y Espinosa, 1995, 1996a; 1996b
192a	Michoacán	356	60	Martínez et al., 1987
192b	Michoacán	197	137	Espejo et al., 1992; Cornejo-Tenorio et al., 2003
163a	Querétaro	660	107	Zamudio, 1984
163b	Querétaro	710	70	Cartujano et al., 2002
163c	Querétaro	1361	156	Arreguín-Sánchez y Fernández, 2004
176c	Querétaro	164	13	Baltazar et al., 2004
176d	Querétaro	229	28	Cabrera y Gómez, 2005
177a	Querétaro	281	51	Fernández y Colmenero, 1997

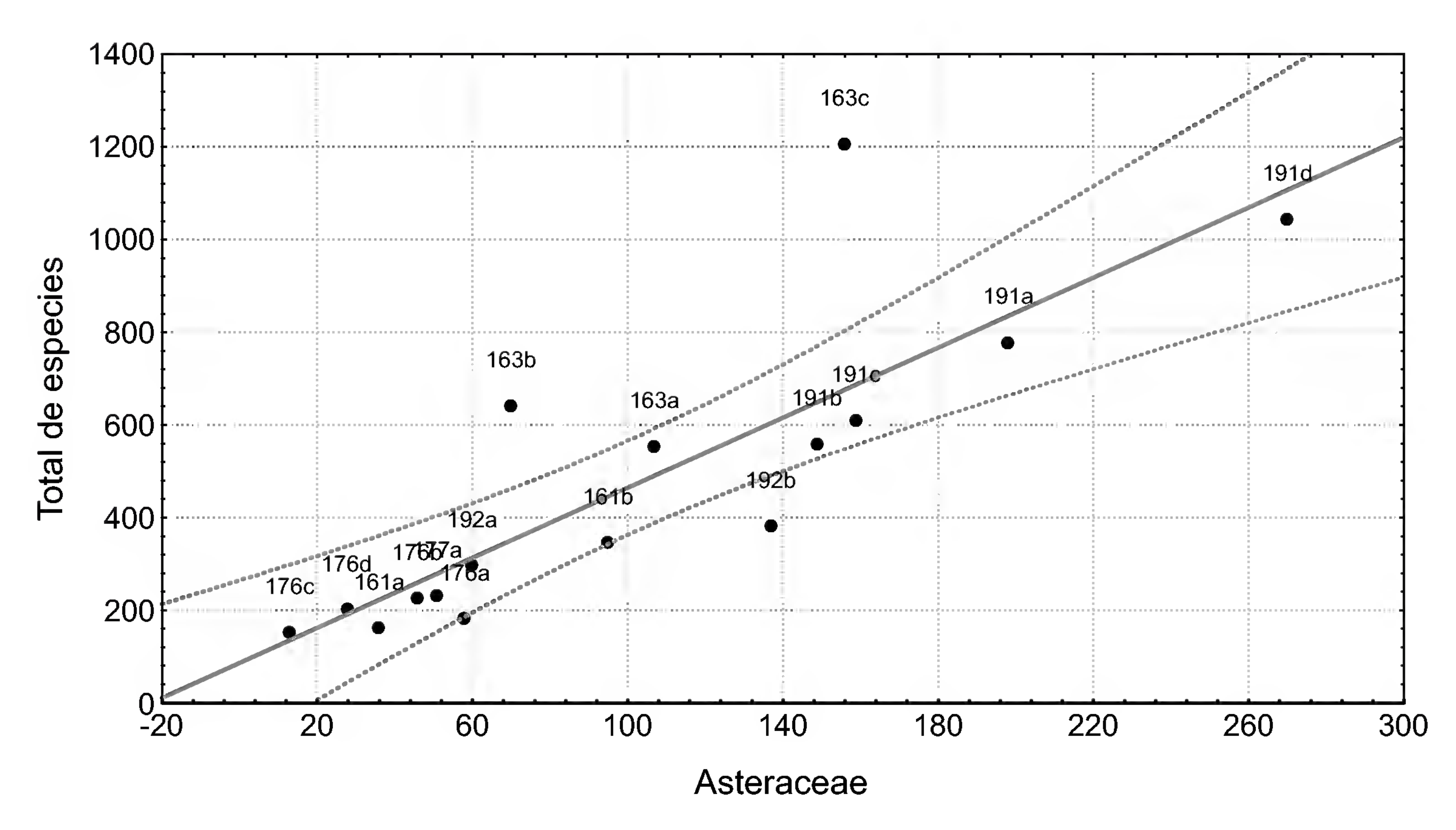


Fig. 2. Correlación entre la riqueza total y la riqueza de Asteraceae en inventarios florísticos realizados en el territorio que comprende el proyecto Flora del Bajío y de regiones adyacentes (N = 16, r = 0.834, P < 0.005). La simbología de los puntos se explica en el Cuadro 1.

La correlación positiva (r = 0.834, P < 0.005) encontrada sugiere que las Asteraceae pueden ser un buen substituto de la riqueza florística del área de estudio. Por lo tanto, utilizando como modelo a la familia, este trabajo intenta en primer lugar evaluar los patrones de su diversidad en la región, que con mucha probabilidad reflejan los patrones de toda la riqueza florística. Una vez determinados estos últimos, otros objetivos fueron identificar zonas de alta diversidad, así como partes donde es necesario llevar a cabo más trabajo de campo para lograr una mejor representación de la flora regional. Se proponen finalmente algunas recomendaciones que pueden ayudar en la conservación de su fuertemente amenazada riqueza florística.

MATERIALES Y MÉTODOS

La región considerada por el proyecto florístico "Flora del Bajío y de regiones adyacentes" fue dividida en 32 cuadros de 0.5° x 0.5° utilizando los paralelos y meridianos como líneas de referencia (Fig. 1). Algunos cuadros con poca superficie incluida en la zona de estudio se fusionaron con los aledaños, tratando de homegenizar lo mejor posible tanto el tamaño del área como la información registrada en ellos.

El tamaño del cuadro seleccionado es el que mejor resuelve el compromiso entre la información recopilada y su distribución a lo largo del área de estudio; su extensión es semejante al utilizado por otros autores que han llevado a cabo trabajos similares y al parecer es una escala adecuada para evaluar la información biológica (no nada más vegetal) disponible en la actualidad (Arita et al., 1997; Ibarra-Manríquez et al., 2002; Balleza et al., 2005). De esta manera, la región de estudio fue reagrupada en 20 cuadros (Fig. 1) y para cada uno de ellos se registró la presencia de las especies de Asteraceae identificadas con el material de herbario revisado.

La lista de especies de Asteraceae presentada en este trabajo proviene por una parte de la revisión crítica de la literatura disponible, especialmente de los fascículos que presentan los resultados para algunas tribus en la región (García y Koch, 1995; Calderón, 1997; Villarreal et al., 2006; Rzedowski y Calderón, 1997; Rzedowski y Calderón, 2008; Rzedowski et al. 2011). Otro conjunto de información proviene de la revisión de más de 8200 ejemplares de herbario (sin contar duplicados), depositados en diversos herbarios tanto de México como del extranjero; gran parte de este material ya se encuentra disponible en bases de datos en línea, tanto en la Red Mundial de Información Biótica (REMIB) de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio), como en la Unidad de Bioinformática (Unibio) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Utilizando los datos geográficos y temporales de los registros de recolecta que documentan la riqueza de Asteraceae en la región, se generó una curva de acumulación de especies (Gotelli y Colwell, 2001). Para optimizar el modelo, cada cuadro de 0.5° x 0.5° se dividió en cuatro espacios, con el fin de utilizar una escala más fina (cuadros de 0.25° x 0.25°). La asíntota de dicha curva de acumulación (Fig. 3) teóricamente se relaciona con el número de especies que deberíamos encontrar en la zona de estudio (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003). Para generar la curva de acumulación y calcular su asíntota se utilizó el programa EstimateS (Colwell, 2009), con ello es posible evaluar el nivel de completitud de la flora bajo estudio.

Las semejanzas florísticas entre los cuadros fueron exploradas utilizando el coeficiente de similitud de Sorensen-Dice. Los registros de presencia y ausencia de las especies fueron usados para generar una matriz que se transformó en valores de similitud. Posteriormente estos valores fueron empleados para generar un dendrograma que ilustra los patrones de similitud florística; para el agrupamiento se aplicó el método de enlace completo. La misma matriz de presencias-ausencias se utilizó también para priorizar, mediante un método heurístico de complementariedad (Villaseñor et al., 2003), los cuadros que contribuyen de manera más eficiente con una estrategia de conservación de la riqueza florística.

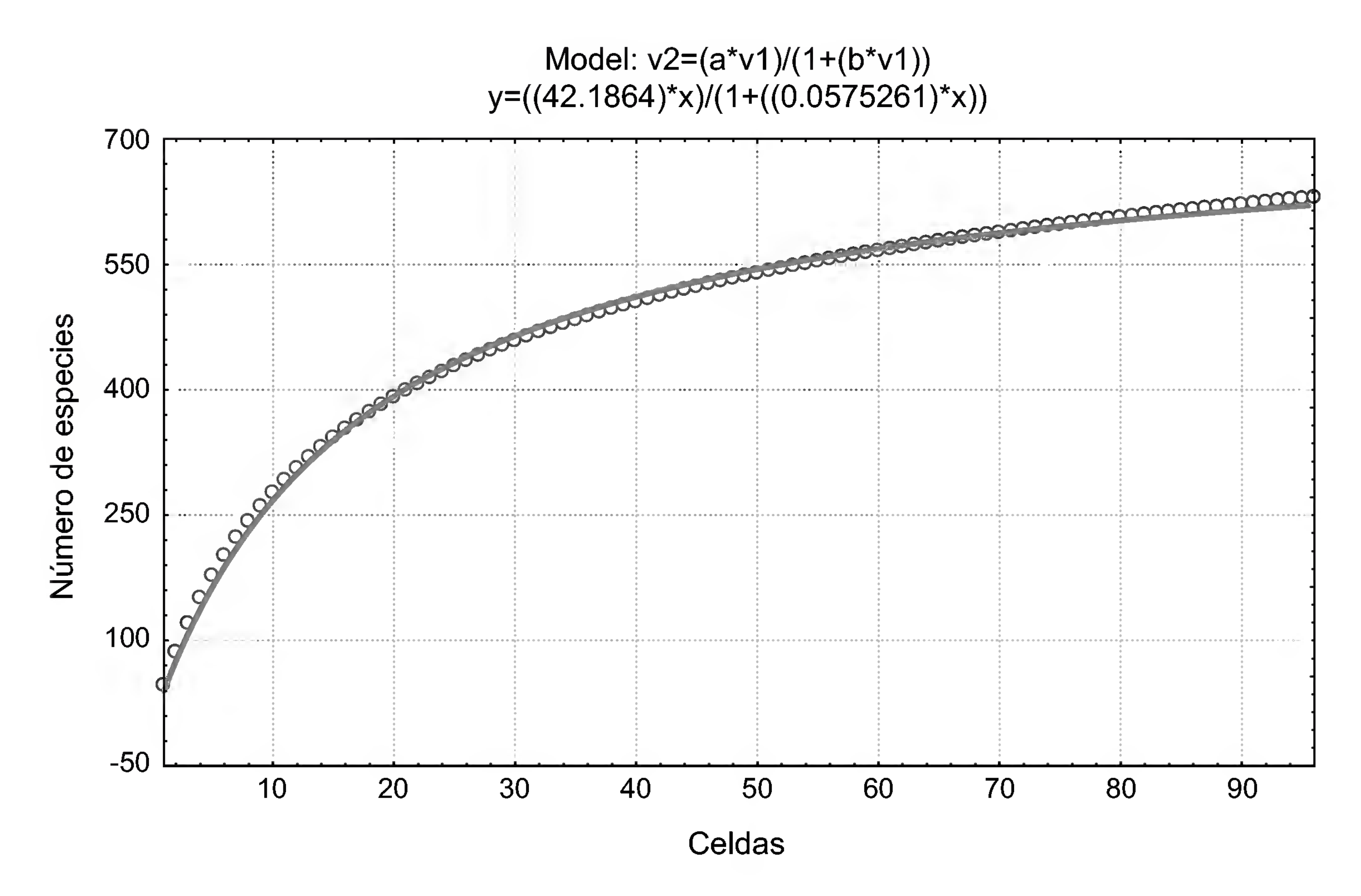


Fig. 3. Curva de acumulación de especies de Asteraceae en la región del Bajío. Los círculos representan las unidades de muestreo (cuadros de 0.25° x 0.25°). Los parámetros de la curva se indican en la ecuación de la parte superior de la figura. La asíntota se alcanza en las 773 especies, lo que indica un nivel de completitud de 88% en el conocimiento de las Asteraceae en la región.

RESULTADOS

Con base en material de herbario revisado, hasta ahora se ha documentado la presencia de 681 especies de Asteraceae (Apéndice), distribuidas en 182 géneros; de ellas 17 son especies no nativas, es decir, exóticas o introducidas. De la región de estudio, Querétaro es el estado que más especies registra (504), seguido por Michoacán (490) y Guanajuato (389).

El Cuadro 2 presenta un resumen de la distribución de los géneros y especies en las tribus en que actualmente se está dividiendo a las Asteraceae (Funk et al., 2009). En la región se encuentran 21 de las 24 tribus que contienen miembros de la familia en México; por otra parte, el número de géneros representa 50% de la riqueza genérica a nivel nacional y el de especies en la región de estudio constituye 23.1% de la cantidad global de especies. En promedio se encontró una proporción de 3.7 especies por género.

Cuadro 2. Especies de Asteraceae registradas en la región del proyecto Flora del Bajío y de regiones adyacentes y su distribución por tribus.

Tribu	Géneros	Especies	Especies endémicas de la Región del Bajío	Especies exóticas
Anthemideae	6	10		6
Astereae	25	68	2	
Bahieae	5	8		
Cardueae	4	20	1	2
Cichorieae	8	14		6
Coreopsideae	7	51	4	
Eupatorieae	22	123		
Gnaphalieae	3	19		1
Gochnatieae	1	2		
Helenieae	1	3		
Heliantheae	45	144	11	
Inuleae	2	3		
Liabeae	1	2		
Millerieae	15	52	3	
Mutisieae	2	6		
Nassauvieae	3	32	5	
Neurolaeneae	2	3		
Perityleae	3	4		
Senecioneae	10	62	1	2
Tageteae	9	35	1	
Vernonieae	8	20	1	
	182	681	29	17

Poco más de la mitad de las especies de Asteraceae registradas en la región son endémicas de México (55.9%). De ellas, 29 solamente se conocen restringidas al territorio definido por el proyecto Flora del Bajío y de regiones adyacentes (endémicas locales). Para el estado de Guanajuato se conocen cuatro de estas endémicas locales, para Michoacán cinco, para Querétaro 15 y cinco se distribuyen en territorio tanto de Guanajuato como de Querétaro (Apéndice).

Es de esperar que en zonas como la aquí estudiada, con más de la mitad de la superficie original transformada, el número de especies sinantrópicas (asociadas al disturbio antropocéntrico) sea alto. En total se reconocen 358 como malezas, lo que

representa 53.1% de la riqueza conocida. En el Cuadro 3 se indica la distribución de estas especies por cuadro; es evidente que mientras más superficie transformada contiene el cuadro, se registra un mayor número de malezas. Por ejemplo, el 14 tiene casi 75% de su territorio con vegetación natural transformada, tiene una diversidad registrada muy baja y la mayoría de las especies conocidas en la zona son malezas.

Esfuerzo de colecta

La evaluación del esfuerzo de colecta (Fig. 3) sugiere que en la región de estudio se deberían registrar 773 especies (valor de la asíntota de la curva de acumulación). En

Cuadro 3. Riqueza de Asteraceae en los 20 cuadros en que se dividió la región del proyecto Flora del Bajío y de regiones adyacentes.

Cuadro	Superficie (km^2)	Superficie con vegetación conservada (%)	Superficie sin vegetación aparente (%)	Especies	Malezas (%)
1	2179.0	52.6	47.4	23	20 (87.0)
2	1481.9	49.2	50.8	44	36 (81.8)
3	3110.6	61.4	38.6	141	99 (70.2)
4	3742.5	41.6	58.4	96	73 (76.0)
5	3901.2	75.4	24.6	157	104 (66.2)
6	3081.1	87.2	12.8	225	139 (61.8)
7	2271.3	84.7	15.3	175	116 (66.7)
8	3154.6	23.6	76.4	45	36 (80.0)
9	3137.1	29.1	70.9	78	61 (78.2)
10	3136.6	31.8	68.2	121	99 (81.8)
11	3138.1	44.2	55.8	176	121 (68.7)
12	2879.5	66.3	33.7	200	124 (62.0)
13	4054.7	27.5	72.5	85	71 (83.5)
14	3163.0	25.2	74.8	53	49 (92.4)
15	3163.9	24.0	76.0	131	107 (81.7)
16	3675.2	21.1	78.9	198	147 (74.2)
17	4596.2	45.8	54.2	262	171 (65.3)
18	3212.3	37.6	62.4	261	177 (68.3)
19	1604.4	41.0	59.0	257	161 (62.6)
20	1467.4	29.1	70.9	231	150 (64.6)

consecuencia, si hasta la fecha se ha documentado la existencia de 681, el nivel de completitud de la flora bajo estudio es de 88%. La revisión de la literatura indica la posible existencia de otras 66 en la región para las cuales aún no se ha verificado su presencia con ejemplares de herbario revisados; seguramente varias de ellas formarán parte del conjunto de casi 100 especies que de acuerdo con el modelo faltan por adicionar.

Similitudes florísticas

El análisis de agrupamiento permite identificar tres grupos principales (Fig. 4), uno de ellos concentra los cuadros ubicados en la porción occidental de la región de estudio (cuadros 2, 8, 13 y 14), caracterizados por una relativa pobreza de especies y un alto porcentaje de su superficie transformada por las actividades humanas. Aunque no se liga directamente a este grupo, el cuadro 1 seguramente también pertenece a esta unidad fitogeográfica. Otro conjunto comprende principalmente los ubicados en la porción central (cuadros 3, 4, 5, 9, 10, 11, 12 y 15) y el otro asocia los localizados en los extremos este y sur de la zona de estudio (cuadros 6, 7, 16, 17,

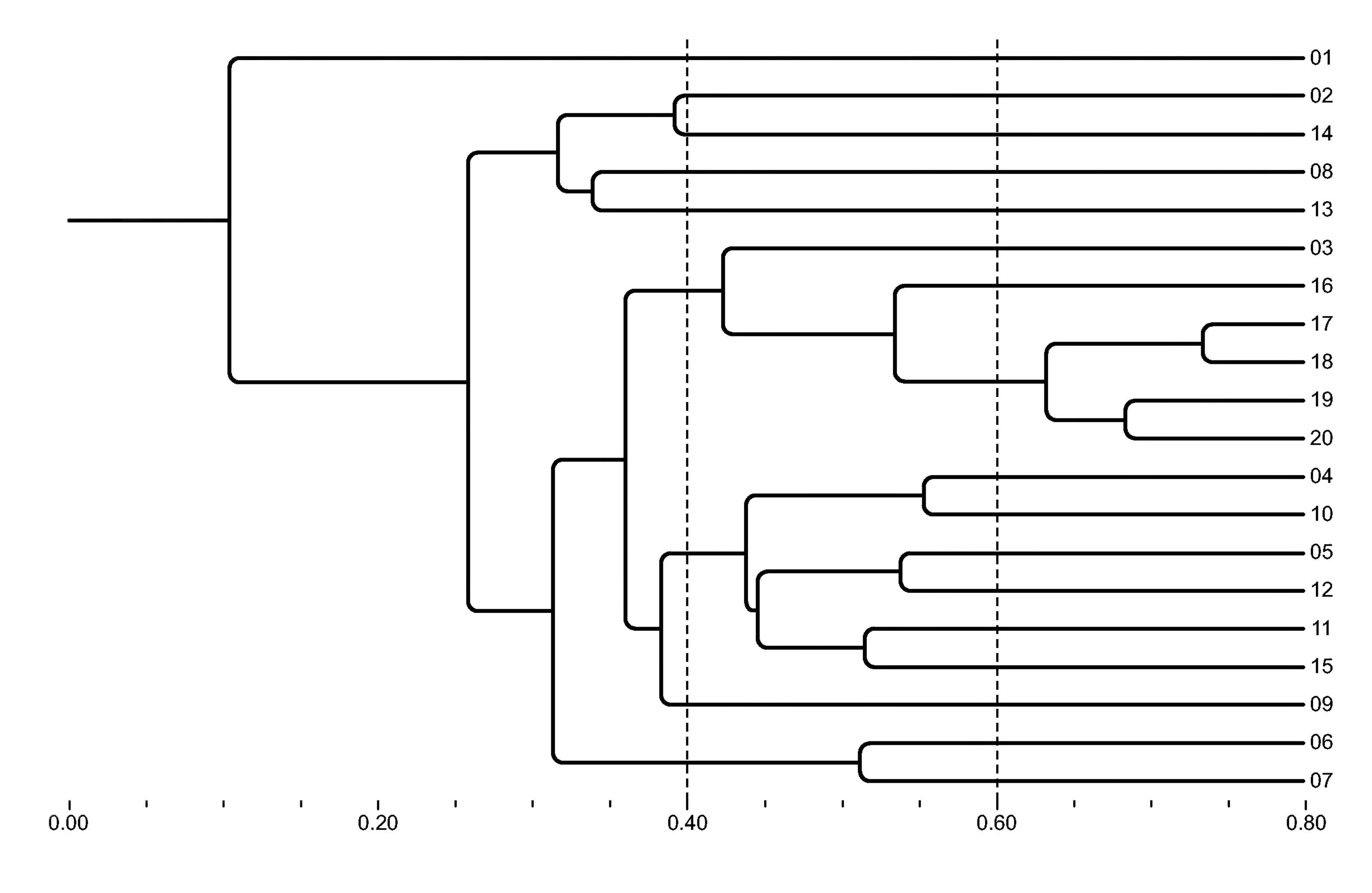


Fig. 4. Similitud florística entre los 20 cuadros en que se dividió la región que comprende el proyecto Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Coeficiente de similitud utilizado: Sorensen-Dice; método de agrupamiento: enlace completo.

18, 19 y 20). Los agrupamientos señalan una tendencia a incrementar la riqueza de especies de oeste a este y de norte a sur, siguiendo un marcado contraste de heterogeneidad topográfica, de zonas más bien planas (primer grupo) a otra con accidentes geográficos aislados (por ejemplo la Sierra de Santa Rosa, ubicada principalmente en el cuadro 3) a zonas eminentemente accidentadas, como son las partes de la Faja Volcánica Transmexicana o la Sierra Madre Oriental, que conforman principalmente el tercer grupo. Los patrones geográficos revelados por el análisis de agrupamiento muestran una fuerte correspondencia con los de distribución de riqueza (Fig. 5).

Sitios importantes para la conservación de la riqueza florística

La figura 5 pone de manifiesto que la distribución de la riqueza de Asteraceae no es homogénea en la región de estudio; existen zonas con una relativa pobreza de especies y en otras se observa una considerable diversidad. La preocupación de

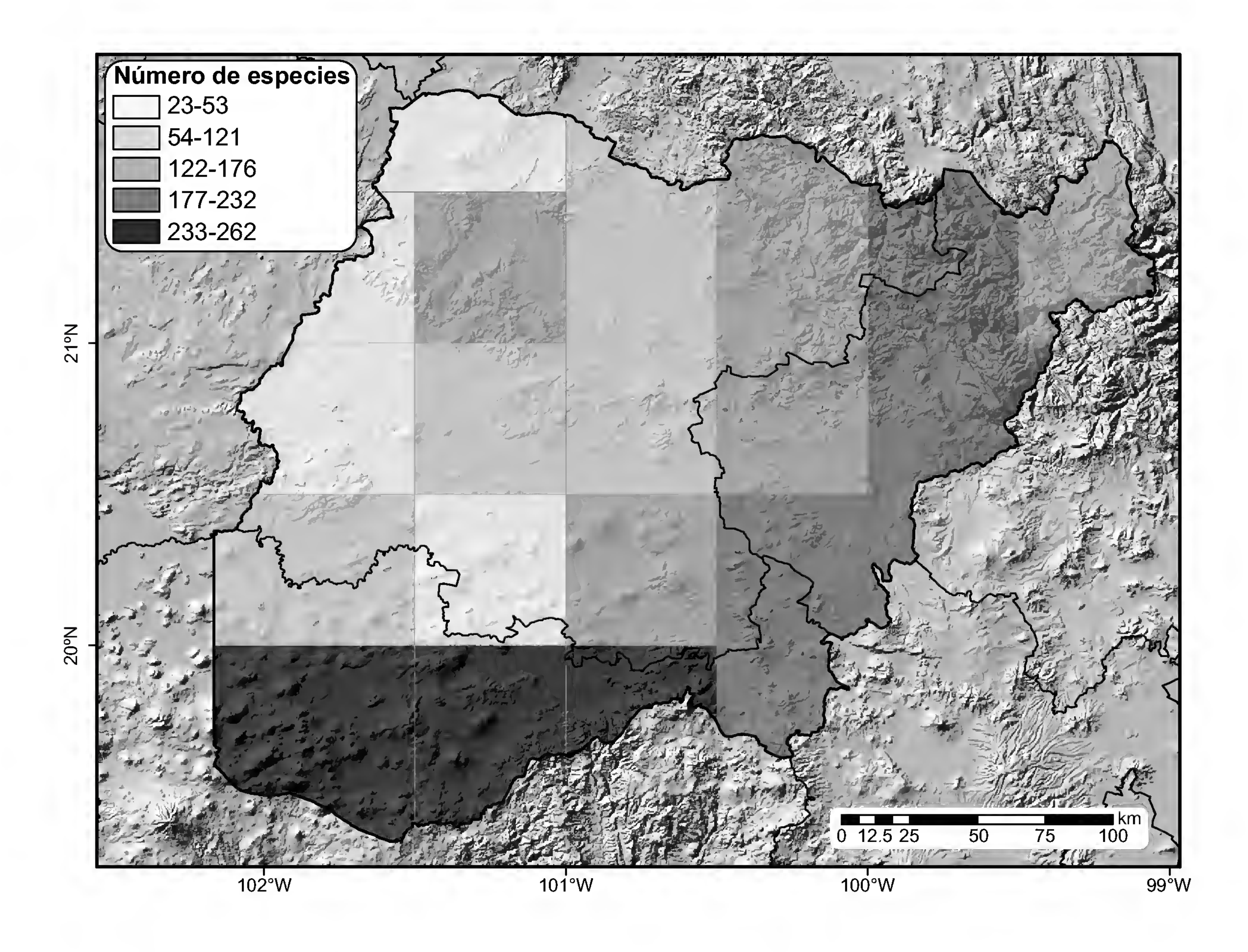


Fig. 5. Distribución de la riqueza de especies de Asteraceae en la región del Bajío.

los biólogos de la conservación se centra principalmente en aquellas especies más proclives a la extinción, como son las raras o endémicas de una particular comarca. En la región de estudio más de la mitad (55.9%) de sus especies son endémicas de México, lo que las hace candidatas a ser consideradas en las estrategias de conservación; sin embargo, un componente más importante en esta zona tan afectada por las actividades humanas lo constituyen sin lugar a dudas sus elementos endémicos locales, es decir, restringidos al territorio que abarca la zona del proyecto florístico. La distribución de las 29 especies endémicas locales (Cuadro 2, Apéndice) se encuentra registrada en 10 de los 20 cuadros en que se dividió la zona de estudio (4, 5, 6, 7, 10, 11, 12, 18, 19 y 20).

Un análisis de complementariedad, llevando a cabo un procedimiento heurístico iterativo (Villaseñor et al., 2003) y considerando solamente los 10 cuadros donde se ha registrado la presencia de las especies endémicas de la región de estudio, señala la siguiente prioridad en una jerarquía de selección de áreas si se pretendiera planificar una estrategia de conservación de este capital natural: cuadros 18, 6, 19, 7, 12, 20, 11, 5, 10 y 4. Con una estrategia de conservación en tales cuadros se podría proteger 94.1% de la riqueza de Asteraceae registrada en la región.

DISCUSIÓN

Las comunidades vegetales participan de manera importante en la conservación y manejo sustentable del ambiente en que vivimos. Por lo tanto, son uno de los dones más preciados que la naturaleza nos ha proporcionado, pues de allí obtenemos la gran parte de los bienes y servicios de los que depende nuestra subsistencia. Las especies vegetales, que en conjunto constituyen estas comunidades, representan un nivel de integración del conocimiento sobre la diversidad biológica que es básico para entender la estructura y funcionamiento de los ecosistemas. A partir de esta información se generan las estrategias de conservación de la biodiversidad y los planes para su manejo y aprovechamiento sustentable. El registro hasta ahora de 681 especies de Asteraceae en la región del Bajío y sus áreas adyacentes subraya la gran riqueza que la región alberga; por otra parte, su distribución geográfica permite identificar zonas particularmente ricas que servirán sin lugar a dudas para su evaluación como áreas de ayuda potencial en la conservación de la biodiversidad regional.

Existe una importante y significativa correlación entre la cantidad de especies de Asteraceae y la global de plantas vasculares que constituyen la flora de la región de estudio. Las estimaciones sugieren que por cada especie de Asteraceae existen al

menos unas seis de otros grupos de plantas vasculares, entonces la riqueza florística total en la región consiste en más de 4000 especies. Además, para cada cuadro se estima una riqueza florística total en promedio de alrededor de más de 800 especies.

Los resultados de este análisis brindan una idea del camino a tomar para enfocar los futuros estudios dirigidos a proponer y reforzar las estrategias de conservación de esta flora regional. Aunque la mayoría de los cuadros tienen más de la mitad de su territorio con la vegetación autóctona perdida (Cuadro 2), todavía hay algunos que podrían servir como reservorios de la flora y vegetación original de la región. Tal es por ejemplo el caso del cuadro 3 en la parte noroeste de la zona de estudio, que al parecer todavía conserva más de 60% de su vegetación original y registra 18.9% de la riqueza de Asteraceae. Sin embargo, al parecer las áreas más ricas en especies y con vegetación conservada se restringen a los extremos meridional y oriental de la región, donde las partes montañosas están mejor representadas. La heterogeneidad ambiental allí encontrada seguramente limita un poco la extensión agrícola, urbana o industrial, que es más manifiesta en las planicies de la región central de la zona de estudio.

Los patrones de riqueza mostrados en la Figura 5 ayudan a generar ideas o a plantear hipótesis a evaluar en futuros estudios que permitan formular estrategias para la conservación de la diversidad florística de la región. Por ejemplo, es evidente que no es posible proponer una gran reserva allí por lo fragmentado de los parches de vegetación con poca perturbación antrópica; entonces, definir los sitios para establecer pequeñas reservas y corredores que conecten los fragmentos con mayor riqueza sería una estrategia factible. Los 10 cuadros donde se registran especies endémicas restringidas a la región de estudio (endémicas locales) y una alta riqueza de especies asociada a ellas (94.1%) podrían contener un sistema regional de áreas de protección conectados que permitan el libre moviento de los organismos entre ellas. La adición de fragmentos en otros cuadros ayudaría a conservar prácticamente 100% de toda la riqueza conocida (por ejemplo en los cuadros 3 o 17). En este caso, la experiencia con mamíferos en México bien podría ser un paradigma a seguir para aplicarlo a las plantas de la región (Fuller et al., 2006).

En la región del Bajío se conjugan las principales amenazas a la biodiversidad. La zona se encuentra entre las más dinámicas en su crecimiento industrial, lo que provoca a se vez un incremento en la expansión humana. Por otra parte, la deforestación y el cambio de uso del suelo, especialmente para las actividades agrícolas también ha contribuido a la reducción de la cubierta vegetal original, llegando hasta nuestros días a un nivel de 56.4% de pérdida de la vegetación original. La evidencia científica y el sentido común nos llevan a pensar que de seguir esta tendencia sin

minimizar su impacto negativo, la degradación continua del hábitat seguirá provocando un empobrecimiento de su biodiversidad y tal vez ya nunca lleguemos a saber cuál era su magnitud original.

Actualmente la sociedad está más preocupada por obtener del suelo el máximo beneficio posible, ya sea con agricultura extensiva, principalmente monocultivos o estableciendo industrias de transformación y la región del Bajío en México ilustra muy bien este fenómeno. Pero como el eminente ecólogo E. Odum (1969) decía, el hombre no sólo vive de comida y fibras, en el suelo además vivimos y convivimos con otros seres vivos, plantas y animales. ¿Hasta dónde podemos llevar, por ejemplo, la pérdida de la cobertura vegetal en la región del Bajío, antes de que los servicios ambientales que brinda la biodiversidad (recarga de acuíferos, reducción de la contaminación ambiental, evitar la erosión del suelo, por mencionar algunos) se pierdan totalmente, especialmente por nuestra ignorancia de que es la naturaleza quien nos brinda estos servicios? Las estimaciones de riqueza por unidad de área en la región sugieren que la zona es tan rica en diversidad vegetal como cualquier otra parte de México, en algunos sitios (sur y oriente por ejemplo) bastante por arriba de la media nacional. Solamente de nosotros depende mantener este capital natural para generaciones futuras, o soportar y arrepentirnos en unos pocos años de las catástrofes que el deterioro ambiental ocasione sobre nuestras actividades cotidianas, debido a la pérdida de estos sutiles pero imprescindibles servicios ambientales que la diversidad biológica nos brinda.

AGRADECIMIENTOS

Parte de los resultados aquí plasmados se obtuvieron con apoyo de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio) y del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (proyecto SIBA). La Bióloga Guadalupe Segura ha colaborado ampliamente en la incorporación y manejo de la base de datos de donde se obtuvo la información para los análisis aquí presentados. El Doctor Gustavo Cruz revisó una versión preliminar y aportó importantes comentarios que enriquecieron el trabajo.

LITERATURA CITADA

Anónimo. 2005. Carta de uso del suelo y vegetación. Serie III. Escala 1:250,000. Instituto Nacional de Estadística y Geografía e Informática. Aguascalientes, México.

Arita, H., F. Figueroa, A. Frisch, P. Rodríguez y K. Santos del Prado. 1997. Geographical range size and the conservation of Mexican mammals. Conserv. Biol. 11: 92-100.

Arreguín-Sánchez, M. de la L. y R. Fernández N. 2004. Flora de la Sierra Gorda, Querétaro. In: Luna, I., J. J. Morrone y D. Espinosa (eds.). Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. pp. 193-214.

Balleza, J. J., J. L. Villaseñor y G. Ibarra-Manríquez. 2005. Regionalización biogeográfica de Zacatecas, México, con base en los patrones de distribución de la familia Asteraceae. Rev. Mex. Biodiv. 76: 71-78.

Baltazar R., J. O., M. Martínez y Díaz y L. Hernández S. 2004. Guía de plantas comunes del Parque Nacional El Cimatario y sus alrededores. Tesis de licenciatura en Biología. Universidad Autónoma de Querétaro. Querétaro, México. 86 pp.

Cabrera L., J. A. y M. Gómez S. 2005. Análisis florístico de La Cañada, Querétaro, México. Bol. Soc. Bot. Méx. 77: 35-50.

Calderón de R., G. 1997. Familia Compositae, tribu Lactuceae. In: Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski (eds.). Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fascículo 54. Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Michoacán, México. 55 pp.

Cartujano, S., S. Zamudio, O. Alcántara y I. Luna. 2002. El bosque mesófilo de montaña en el municipio de Landa de Matamoros, Querétaro, México. Bol. Soc. Bot. Méx. 70: 13-43.

Colwell, R. K. 2009. EstimateS, Version 8.2.0: statistical estimation of species richness and shared species from samples (Software and User's Guide). Freeware published at http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates.

Cornejo-Tenorio, G., A. Casas, B. Farfán, J. L. Villaseñor y G. Ibarra-Manríquez. 2003. Flora y vegetación de las zonas núcleo de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca, México. Bol. Soc. Bot. Méx. 73: 43-62.

Espejo S., A., J. L. Brunhuber M., G. Segura W. y J. Ibarra C. 1992. La vegetación de la zona de hibernación de la Mariposa Monarca (*Danaus plexippus* L.) en la Sierra Chincua. In: Darwin, S. P. y A. L. Welden (eds.). Biogeography of Mesoamerica. Proceedings of a Symposium. Tulane Studies in Zoology and Botany. Supplementary Publication 1: 79-99.

Espinosa G., J. y L. S. Rodríguez-Jiménez. 1995. Listado florístico del estado de Michoacán. Sección II (Angiospermae: Compositae). In: Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski (eds.). Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fascículo complementario VII. Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Michoacán, México. 242 pp.

Espinosa G., J y L. S. Rodríguez-Jiménez. 1996. Listado florístico del estado de Michoacán. Sección IV (Angiospermae: Fagaceae, Gramineae, Krameriaceae, Leguminosae). In: Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski (eds.). Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fascículo complementario XII. Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Michoacán, México. 271 pp.

Fernández N., R. y A. Colmenero R. 1997. Notas sobre la vegetación y flora del municipio de San Joaquín, Querétaro, México. Polibotánica 4: 10-36.

Fuller, T., M. Munguía, M. Mayfield, V. Sánchez-Cordero y S. Sarkar. 2006. Incorporating connectivity into conservation planning: a multi-criteria case study from central Mexico. Biol. Conserv. 133: 131-142.

Funk, V. A., A. Sussana, T. F. Stuessy y R. J. Bayer (eds.). 2009. Systematics, evolution, and biogeography of Compositae. International Association for Plant Taxonomy. Vienna, Austria. 965 pp.

García L., E. y S. D. Koch. 1995. Familia Compositae, tribu Cardueae. In: Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski (eds.). Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fascículo 32. Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Michoacán, México. 51 pp.

Gómez S., M. y L. Sánchez C. 1999. Flora vascular del Cerro El Zamorano. Informe final. Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad de México-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad proyecto L002. México, D.F., México. http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/InfL002.pdf.

Gotelli, N. J. y R. K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. Ecol. Lett. 4: 379-391.

Ibarra- Manríquez, G., J. L. Villaseñor, R. Durán y J. Meave. 2002. Biogeographical analysis of the tree flora of Yucatan Peninsula. J. Biogeogr. 29: 17-29.

Jiménez-Valverde, A. y J. Hortal. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. Rev. Ibér. Arac. 8: 151-161.

Lot, A. y A. Novelo. 1988. Vegetación y flora acuática del Lago de Pátzcuaro, Michoacán, México. Southwest. Nat. 33: 167-175.

Martínez-Cruz, J. y O. Téllez-Valdés. 2004. Listado florístico de la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato, México. Bol. Soc. Bot. Méx. 74: 31-49.

Martínez M., E., G. Ibarra C., A. Hernández V. y F. Lorea-Hernández. 1987. Contribución al conocimiento de la flora y la vegetación de la región de los Azufres, Michoacán. Trace 12: 22-37.

Meagher, W. L. 1994. Lista de la flora espontánea del Jardín Botánico "El Charco del Ingenio", San Miguel de Allende, Guanajuato (México). In: Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski (eds.). Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fascículo complementario V. Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Michoacán, México. 36 pp.

Medina, C. y S. Rodríguez. 1993. Estudio florístico de la cuenca del Río Chiquito de Morelia, Michoacán, México. In: Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski (eds.). Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fascículo complementario IV. Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Michoacán, México. 71 pp.

Mittermeier, R. A. 1988. Primate diversity and the tropical forest. In: Wilson, E. O. y F. M. Peter (eds.). Biodiversity. National Academic Press. Washington, D.C., USA. pp. 145-154.

Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca y J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature 403: 853-858.

Odum, E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. Science 164: 262-270.

Pérez-Calix, E. 1996. Flora y vegetación de la cuenca del Lago de Zirahuén, Michoacán, México. In: Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski (eds.). Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fascículo complementario XIII. Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Michoacán, México. 73 pp.

Quero, H. J. 1984. La vegetación de las serranías de la cuenca alta del Río de la Laja, Guanajuato. Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México, Ser. Bot. 47-53: 73-99.

Rodríguez-Jiménez, L. S. y J. Espinosa G.1995. Listado florístico del estado de Michoacán. Sección I (Gymnospermae; Angiospermae: Acanthaceae-Commelinaceae). In: Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski (eds.). Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fascículo complementario VI. Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Michoacán, México. 208 pp.

Rodríguez-Jiménez, L. S. y J. Espinosa G.1996a. Listado florístico del estado de Michoacán. Sección III (Angiospermae: Connaraceae-Myrtaceae, excepto Fagaceae, Gramineae, Krameriaceae y Leguminosae). In: Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski (eds.). Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fascículo complementario X. Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Michoacán, México. 296 pp.

Rodríguez-Jiménez, L. S. y J. Espinosa G.1996b. Listado florístico del estado de Michoacán. Sección V (Angiospermae: Najadaceae-Zygophyllaceae). In: Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski (eds.). Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fascículo complementario XV. Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Michoacán, México. 344 pp.

Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Acta Bot. Mex. 14: 3-21.

Rzedowski, J. y G. Calderón de R. 1997. Familia Compositae, tribu Anthemideae. In: Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski (eds.). Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fascículo 60. Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Michoacán, México. 29 pp.

Rzedowski, J. y G. Calderón de R. 2008. Familia Compositae, tribu Heliantheae I. In: Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski (eds.). Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fascículo 157. Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Michoacán, México. 344 pp.

Rzedowski, J., G. Calderón de R. y P. Carrillo-Reyes. 2011. Familia Compositae, tribu Heliantheae II. In: Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski (eds.). Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fascículo 172. Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Michoacán, México. 409 pp.

Villarreal Q., J. A., J. L. Villaseñor y R. Medina L. 2006. Familia Compositae, tribu Helenieae. In: Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski (eds.). Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fascículo 140. Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Michoacán, México. 54 pp.

Villaseñor, J. L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. Interciencia 28: 160-167.

Villaseñor, J. L., J. A. Meave, E. Ortíz y G. Ibarra-Manríquez. 2003. Biogeografía y conservación de los bosques tropicales húmedos de México. In: Morrone, J. J. y J. Llorente B. (eds.). Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. pp. 209-216.

Villaseñor, J. L., P. Maeda, J. A. Rosell y E. Ortiz. 2007. Plant families as predictors of plant biodiversity in Mexico. Divers. Distrib. 13: 871-876.

Zamudio, S. 1984. La vegetación de la cuenca del Río Estórax, en el estado de Querétaro y sus relaciones fitogeográficas. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 275 pp.

Recibido en marzo de 2012.

Aceptado en junio de 2012.

APÉNDICE

Lista de especies de Asteraceae registradas para la región que comprende el proyecto Flora del Bajío y de regiones adyacentes (Fig. 1). Con un asterisco (*) se indican las introducidas a la flora de México. Los estados se indican con abreviaciones y los números hacen referencia a la posición indicada en la Figura 1.

Tribu Anthemideae

Achillea millefolium L. GTO, MICH, QRO; 6, 11, 13, 19, 20
**Artemisia absinthium* L. GTO, MICH, QRO; 3, 16, 18
Artemisia klotzschiana Besser GTO, QRO; 4
Artemisia ludoviciana Nutt. GTO, MICH, QRO; 1, 3, 4, 5, 9, 11, 12, 15, 16, 18, 19, 20
**Cotula australis* (Spreng.) Hook. f. MICH, QRO; 7, 17
Cotula mexicana (DC.) Cabrera MICH, QRO; 19, 20
**Leucanthemum lacustre* (Brot.) Samp. MICH; 19
**Soliva anthemifolia* (Juss.) Sweet GTO, MICH; 1, 18
**Soliva sessilis* Ruiz & Pav. MICH; 19, 20
**Tanacetum parthenium* (L.) Sch. Bip. GTO, MICH, QRO; 11, 16, 17, 18, 20

Tribu Astereae

Almutaster pauciflorus (Nutt.) A. Löve & D. Löve GTO, MICH, QRO; 11, 15, 16, 18
Aphanostephus ramosissimus DC. GTO, MICH, QRO; 3, 4, 5, 10, 12, 15, 16, 17, 19
Archibaccharis asperifolia (Benth.) S.F. Blake MICH; 17, 18, 19, 20
Archibaccharis auriculata (Hemsl.) G.L. Nesom GTO, MICH, QRO; 3, 6, 16
Archibaccharis hieracioides (S.F. Blake) S.F. Blake GTO, MICH; 18, 19, 20
Archibaccharis hirtella (DC.) Heering MICH, QRO; 17, 18, 19, 20
Archibaccharis schiedeana (Benth.) J.D. Jacks. MICH, QRO; 6, 7, 17, 20
Archibaccharis serratifolia (Kunth) S.F. Blake GTO, MICH, QRO; 3, 5, 6, 7, 12, 13, 16, 17, 18, 19, 20
Arida riparia (Kunth) D.R. Morgan & R.L. Hartm. GTO, MICH; 14, 18, 20
Astranthium laetificum De Jong MICH; 19 (endémica de la región)
Astranthium orthopodum (B.L. Rob. & Fernald) Larsen GTO, MICH; 17, 18, 19
Astranthium purpurascens (B.L. Rob.) Larsen GTO, QRO; 4, 6, 7, 11, 12
Aztecaster matudae (Rzed.) G.L. Nesom QRO; 12
Baccharis brevipappa (McVaugh) G.L. Nesom MICH; 17
Baccharis conferta Kunth GTO, MICH, QRO; 5, 6, 7, 12, 16, 19, 20
Baccharis heterophylla Kunth GTO, MICH, QRO; 2, 3, 6, 16, 17, 18, 19, 20
Baccharis lancifolia Schltdl. QRO; 6,7
Baccharis multiflora Kunth GTO, MICH, QRO; 3, 6, 7, 13, 16, 17, 18, 19, 20
Baccharis pteronioides DC. GTO, MICH, QRO; 1, 3, 5, 6, 10, 11, 12, 16, 17, 18, 19, 20
Baccharis ramiflora A. Gray GTO, QRO; 5, 11, 12
Baccharis salicifolia (Ruiz & Pav.) Pers. GTO, MICH, QRO; 3, 4, 5, 6, 9, 10, 11, 13, 16, 17, 18, 19, 20
Baccharis sordescens DC. GTO, MICH, QRO; 5, 11, 12, 14, 15, 18
Baccharis sulcata DC. GTO; 3
Baccharis thesioides Kunth GTO, MICH, QRO; 2, 3, 9, 16, 17, 18, 19
Baccharis trinervis (Lam.) Pers. MICH, QRO; 7
Baccharis zamoranensis Rzed. GTO, QRO; 11 (endémica de la región)
Conyza bonariensis (L.) Cronquist GTO, MICH, QRO; 12, 15, 18
Conyza canadensis (L.) Cronquist GTO, MICH, QRO; 3, 11, 12, 17, 18, 19, 20
Conyza coronopifolia Kunth GTO, MICH, QRO; 13, 16, 17, 18, 19, 20
Conyza laevigata (Rich.) Pruski MICH, QRO; 6, 7

Apéndice. Continuación.

Conyza microcephala Hemsl. GTO, MICH, QRO; 10, 12, 15, 16, 17, 18, 20
Chaetopappa ericoides (Torr.) G.L. Nesom GTO, QRO; 3, 4, 5, 6, 11, 12
Chloracantha spinosa (Benth.) G.L. Nesom GTO, MICH, QRO; 10, 11, 12, 15, 19
Erigeron delphinifolius Willd. GTO, MICH, QRO; 2, 3, 5, 6, 11, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Erigeron galeottii (A. Gray ex Hemsl.) Greene GTO, MICH, QRO; 11, 20
Erigeron janivultus G.L. Nesom GTO, MICH, QRO; 1, 2, 16
Erigeron karvinskianus DC. GTO, MICH, QRO; 6, 7, 18, 19, 20
Erigeron longipes DC. GTO, MICH, QRO; 3, 6, 7, 10, 11, 12, 13, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Erigeron polycephalus (Larsen) G.L. Nesom MICH; 19
Erigeron pubescens Kunth GTO, MICH, QRO; 3, 6, 12
Erigeron velutipes Hook. & Arn. GTO, MICH, QRO; 16, 17, 18, 19
Grindelia inuloides Willd. GTO, MICH, QRO; 6, 18
Grindelia nelsonii Steyerm. MICH, 17
Grindelia oxylepis Greene GTO, QRO; 16
Grindelia subdecurrens DC. GTO, MICH, QRO; 3, 6, 10
Gutierrezia sericocarpa (A. Gray) M.A. Lane GTO, QRO; 3, 5, 16
Gutierrezia texana (DC.) Torr. & A. Gray GTO, QRO; 4, 5, 6, 10
Gymnosperma glutinosum (Spreng.) Less. GTO, QRO; 1, 4, 5, 10, 12, 15
Heterotheca inuloides Cass. GTO, MICH, QRO; 16, 17, 19
Heterotheca leptoglossa DC. GTO, QRO; 2, 3, 4, 5, 9, 10, 11, 16, 19
Isocoma hartwegii (A. Gray) Greene GTO; 1, 3, 4
Laennecia confusa (Cronquist) G.L. Nesom GTO, MICH, QRO; 5, 9, 18
Laennecia filaginoides DC. GTO, MICH, QRO; 3, 5, 9, 16, 17, 18, 19, 20
Laennecia schiedeana (Less.) G.L. Nesom GTO, MICH, QRO; 11, 13, 15, 16, 17, 18, 20
Laennecia sophiifolia (Kunth) G.L. Nesom GTO, MICH, QRO; 2, 5, 13, 16, 17, 18, 19, 20
Olivaea tricuspis Sch. Bip. ex Benth. GTO, MICH; 17
Osbertia stolonifera (DC.) Greene MICH; 20
Psilactis asteroides A. Gray GTO, MICH, QRO; 1, 5, 11, 14, 15, 16, 17, 18, 19
Psilactis brevilingulata Sch. Bip. ex Hemsl. GTO, MICH, QRO; 5, 10, 11, 13, 17, 18, 19, 20
Psilactis gentryi (Standl.) D.R. Morgan QRO; 11, 16
Solidago simplex Kunth GTO, QRO; 5
Symphyotrichum expansum (Poepp. ex Spreng.) G.L. Nesom GTO, MICH, QRO; 3, 5, 7, 10, 11, 12, 13, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Symphyotrichum moranense (Kunth) G.L. Nesom GTO, MICH, QRO; 3, 6, 16, 17, 18, 19, 20
Symphyotrichum trilineatum (Sch. Bip. ex Klatt) G.L. Nesom GTO; 4
Townsendia mexicana A. Gray MICH, QRO; 12
Xanthisma gymnocephalum (DC.) D.R. Morgan & R.L. Hartm. GTO, QRO; 10, 16
Xanthisma spinulosum (Pursh) D.R. Morgan & R.L. Hartm. GTO, QRO; 3, 4, 5, 10, 12
Xanthocephalum benthamianum Hemsl. GTO, MICH; 17

Tribu Bahieae

Achyropappus anthemoides Kunth GTO, QRO; 5, 11, 12
Bahia absinthifolia Benth. GTO, QRO; 4, 5, 10, 12
Bahia pringlei Greenm. GTO, QRO; 4, 12
Bahia schaffneri S. Watson GTO; 1, 3, 4, 5
Florestina pedata (Cav.) Cass. GTO, MICH, QRO; 3, 4, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19
Loxothysanus pedunculatus Rydb. QRO; 7
Schkuhria pinnata (Lam.) Kuntze ex Thell. GTO, MICH, QRO; 2, 3, 4, 5, 8, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Schkuhria schkuhrioides (Link. & Otto) Thell. GTO, MICH; 4, 9, 10, 13, 15, 18, 19

Tribu Cardueae

Carthamus tinctorius L. GTO, MICH; 11, 18
Centaurea americana Nutt. QRO; 7, 16
Centaurea rothrockii Greenm. MICH; 17

Apéndice. Continuación.

Cirsium acantholepis (Hemsl.) Petr. GTO, MICH, QRO; 10, 16, 20
Cirsium acrolepis (Petr.) G.B. Ownbey GTO, QRO; 1, 4, 5, 10, 12
Cirsium anartiolepis Petr. MICH; 17, 18, 19, 20
Cirsium bicentenariale Rzed. QRO; 6
Cirsium ehrenbergii Sch. Bip. GTO, MICH, QRO; 3, 5, 13, 16, 17, 18, 19, 20
Cirsium horridulum Michx. GTO, QRO; 11
Cirsium jorullense (Kunth) Spreng. GTO, MICH; 19, 20
Cirsium lappoides (Less.) Sch. Bip. GTO, QRO; 5, 6, 7, 16
Cirsium mexicanum DC. GTO, QRO; 7, 11
Cirsium pascuarense (Kunth) Spreng. MICH; 17, 18
Cirsium pinetorum Greenm. GTO, MICH, QRO; 7, 11, 12
Cirsium rhaphilepis (Hemsl.) Petr. GTO, MICH, QRO; 9, 10, 11, 12, 13, 15, 16, 17, 18
Cirsium subcoriaceum (Less.) Sch. Bip. GTO, MICH, QRO; 7, 17, 18, 19, 20
Cirsium tolucanum (B.L. Rob. & Seaton) Petr. MICH; 13, 17
Cirsium velatum (S. Watson) Petr. GTO, MICH; 17, 18, 19, 20
Cirsium zamoranense Rzed. GTO, QRO; 11 (endémica de la región)
**Cynara cardunculus* L. GTO, MICH, QRO; 6, 14, 15, 17

Tribu Cichorieae
**Helminthotheca echioides* (L.) Holub GTO, MICH, QRO; 10, 11, 18, 19
Hieracium abscissum Less. GTO, MICH, QRO; 3, 5, 6, 7, 11, 13, 16, 17, 18, 19, 20
Hieracium crepidispermum Fries GTO, MICH, QRO; 11, 15, 17, 18, 19, 20
Hieracium dysonymum S.F. Blake GTO, MICH, QRO; 6, 18, 19, 20
Hieracium fendleri Sch. Bip. GTO, MICH, QRO; 11, 18, 19
Hieracium schultzii Fr. GTO, MICH, QRO; 6, 11, 16
Lactuca graminifolia Michx. GTO, MICH, QRO; 7, 12
**Lactuca serriola* L. GTO, MICH, QRO; 3, 5, 10, 11, 15, 16, 17, 18
**Leontodon saxatilis* Lam. QRO; 6
Pinaropappus roseus (Less.) Less. GTO, MICH, QRO; 3, 6, 7, 12, 13, 16, 17, 18, 19, 20
Pyrrhopappus pauciflorus (D. Don) DC. QRO
**Sonchus asper* (L.) Hill GTO, MICH, QRO; 10, 12, 15, 17, 19, 20
**Sonchus oleraceus* L. GTO, MICH, QRO; 3, 6, 11, 20
**Taraxacum officinale* F.H. Wigg. GTO, MICH, QRO; 3, 7, 11, 20

Tribu Coreopsideae
Bidens aequisquama (Fernald) Sherff GTO, MICH, QRO; 3, 6, 17, 18, 20
Bidens alba (L.) DC. MICH, QRO; 6, 7
Bidens angustissima Kunth GTO, MICH, QRO; 3, 9, 11, 12
Bidens anthemoides (DC.) Sherff MICH; 19, 20
Bidens aurea (Aiton) Sherff GTO, MICH, QRO; 3, 9, 10, 11, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Bidens bigelovii A. Gray GTO, MICH, QRO; 11, 15, 17, 18, 19, 20
Bidens clavata R.E. Ballard QRO; 6, 7
Bidens ferulifolia (Jacq.) DC. GTO, MICH, QRO; 3, 4, 5, 10, 12, 15
Bidens laevis (L.) Britton, Sterns & Pogg. GTO, MICH; 14, 17, 18, 19, 20
Bidens lemmonii A. Gray GTO, MICH; 2, 3, 19, 20
Bidens leptocephala Sherff QRO; 12
Bidens mollifolia Sherff MICH; 19
Bidens odorata Cav. GTO, MICH, QRO; 2, 3, 4, 5, 6, 10, 11, 12, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Bidens ostruthioides (DC.) Sch. Bip. GTO, MICH, QRO; 16, 17, 18, 19, 20
Bidens pilosa L. GTO, MICH, QRO; 4, 6, 7, 11, 12, 14, 15, 16, 17, 18, 19
Bidens schaffneri (A. Gray) Sherff GTO, QRO; 10, 12
Bidens serrulata (Poir.) Desf. GTO, MICH, QRO; 15, 16, 17, 19
Bidens squarrosa Kunth MICH, QRO; 7
Bidens triplinervia Kunth GTO, MICH, QRO; 5, 6, 7, 12, 19, 20

Apéndice. Continuación.

Chrysanthellum indicum DC. MICH, QRO; 16, 17, 18
Chrysanthellum keilii B.L. Turner MICH; 17
Coreopsis crawfordii Mesfin QRO; 11 (endémica de la región)
Coreopsis guanajuatensis B.L. Turner GTO, QRO; 5, 10, 11 (endémica de la región)
Coreopsis mutica DC. GTO, MICH, QRO; 3, 7, 11, 12
Coreopsis paludosa M.E. Jones GTO; 5
Coreopsis petrophiloides B.L. Rob. & Greenm. GTO, MICH; 17, 18, 19, 20
Coreopsis queretarensis B.L. Turner QRO; 6 (endémica de la región)
Coreopsis rhyacophila Greenm. GTO, MICH, QRO; 11, 12, 16
Cosmos atrosanguineus (Ortgies) Hemsl. GTO, QRO; 5, 6, 7
Cosmos bipinnatus Cav. GTO, MICH, QRO; 3, 4, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 12, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Cosmos carvifolius Benth. MICH; 17
Cosmos crithmifolius Kunth GTO, MICH, QRO; 3, 5, 8, 9, 12, 17, 18, 19
Cosmos diversifolius Otto GTO, MICH, QRO; 5, 6, 7, 11, 12, 19, 20
Cosmos palmeri B.L. Rob. GTO; 2, 3
Cosmos parviflorus (Jacq.) Pers. GTO, MICH, QRO; 3, 5, 6, 8, 9, 11, 12, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Cosmos scabiosoides Kunth GTO, MICH; 17, 18, 19, 20
Cosmos sulphureus Cav. GTO, MICH, QRO; 6, 7, 8, 17
Dahlia coccinea Cav. GTO, MICH, QRO; 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 16, 17, 18, 19, 20
Dahlia cuspidata Saar, P.D. Sorensen & Hjert. GTO, QRO; 4, 6, 10, 12
Dahlia dissecta S. Watson QRO; 6, 12
Dahlia linearis Sherff GTO, QRO; 4, 10, 11 (endémica de la región)
Dahlia merckii Lehm. GTO, MICH, QRO; 6, 7, 9, 11, 16, 20
Dahlia mollis P.D. Sorensen GTO, QRO; 6
Dahlia moorei Sherff QRO; 6, 11, 12
Dahlia neglecta Saar GTO, MICH, QRO; 11, 17, 18
Dahlia rudis P.D. Sorensen MICH; 20
Dahlia scapigera (A. Dietr.) Knowles & Westc. GTO, MICH; 17, 18, 19, 20
Dahlia scapigeroides Sherff GTO, QRO; 6, 7, 11, 12
Dahlia sorensenii H.V. Hansen & Hjert. GTO, MICH, QRO; 16, 17, 19, 20
Dicranocarpus parviflorus A. Gray QRO; 12
Heterosperma pinnatum Cav. GTO, MICH, QRO; 1, 2, 3, 4, 5, 7, 10, 11, 12, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20

Tribu Eupatorieae

Ageratina adenophora (Spreng.) R.M. King & H. Rob. GTO, MICH, QRO; 6, 12, 15, 16, 18, 19, 20
Ageratina areolaris (DC.) Gage GTO, MICH, QRO; 15, 16, 17, 18, 19, 20
Ageratina atrocordata (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob. GTO, MICH, QRO
Ageratina brandegeana (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob. GTO; 5
Ageratina brevipes (DC.) R.M. King & H. Rob. GTO, MICH, QRO; 3, 4, 9, 10, 12, 13, 15, 16, 17, 18, 20
Ageratina calaminthifolia (Kunth) R.M. King & H. Rob. GTO, QRO; 3
Ageratina calophylla (Greene) R.M. King & H. Rob. GTO, QRO; 4, 5, 6, 10, 12, 16
Ageratina cardiophylla (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob. GTO, MICH; 3
Ageratina chiapensis (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob. MICH; 17
Ageratina choricephala (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob. GTO, MICH, QRO; 16, 17
Ageratina conspicua (Kunth & C.D. Bouché) R.M. King & H. Rob. GTO, MICH, QRO; 6, 7, 11, 19, 20
Ageratina crassiramea (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob. MICH; 19
Ageratina deltoidea (Jacq.) R.M. King & H. Rob. GTO, MICH, QRO; 3, 13, 15, 16, 17, 20
Ageratina dolichobasis (McVaugh) R.M. King & H. Rob. MICH; 19
Ageratina espinosarum (A. Gray) R.M. King & H. Rob. GTO, QRO; 3, 5, 6, 10, 11, 12
Ageratina glabrata (Kunth) R.M. King & H. Rob. GTO, MICH, QRO; 3, 4, 6, 11, 12, 16, 17, 18, 19, 20

Apéndice. Continuación.

Ageratina havanensis (Kunth) R.M. King & H. Rob. GTO, QRO; 5, 6, 7, 16
Ageratina hidalgensis (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob. QRO; 6, 11, 12
Ageratina isolepis (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob. MICH, QRO; 6, 19, 20
Ageratina lasia (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob. MICH; 18
Ageratina ligustrina (DC.) R.M. King & H. Rob. GTO, MICH, QRO; 5, 7, 12
Ageratina mairetiana (DC.) R.M. King & H. Rob. GTO, MICH, QRO; 3, 6, 17, 18, 19, 20
Ageratina malacolepis (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob. MICH; 17
Ageratina muelleri (Sch. Bip. ex Klatt) R.M. King & H. Rob. GTO, MICH; 5, 15, 16, 17, 18, 19
Ageratina oligocephala (DC.) R.M. King & H. Rob. GTO, MICH, QRO; 7, 16, 17, 18, 19
Ageratina oreithales (Greenm.) B.L. Turner MICH, QRO; 6
Ageratina parayana (J. Espinosa) B.L. Turner MICH; 19
Ageratina pazcuarensis (Kunth) R.M. King & H. Rob. GTO, MICH, QRO; 5, 6, 11, 12, 15, 17, 19, 20
Ageratina petiolaris (Moc. & Sessé ex DC.) R.M. King & H. Rob. GTO, MICH, QRO; 3, 5, 6, 7, 12, 16, 17, 18, 19, 20
Ageratina pichinchensis (Kunth) R.M. King & H. Rob. GTO, MICH, QRO; 6, 17, 19
Ageratina prunellifolia (Kunth) R.M. King & H. Rob. MICH, QRO; 11, 17
Ageratina queretaroana B.L. Turner QRO; 6
Ageratina ramireziorum (J. Espinosa) B.L. Turner MICH; 17, 19, 20
Ageratina rhomboidea (Kunth) R.M. King & H. Rob. GTO, MICH, QRO; 16, 17, 20
Ageratina rubricaulis (Kunth) R.M. King & H. Rob. GTO, MICH; 16, 17, 20
Ageratina saltillensis (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob. QRO; 12
Ageratina scorodonioides (A. Gray) R.M. King & H. Rob. GTO, QRO; 4, 5, 10, 12
Ageratina viburnoides (DC.) R.M. King & H. Rob. QRO; 7
Ageratina wrightii (A. Gray) R.M. King & H. Rob. GTO, QRO
Ageratum corymbosum Zuccagni GTO, MICH, QRO; 3, 4, 9, 10, 11, 12, 15, 16, 17, 18, 20
Ageratum houstonianum Mill. QRO; 7
Brickellia diffusa (Vahl) A. Gray GTO, MICH, QRO; 6, 7
Brickellia eupatorioides (L.) Shinners GTO, MICH, QRO; 1, 4, 10, 15, 16, 18, 19
Brickellia glandulosa (La Llave) McVaugh GTO, MICH, QRO; 5, 6, 7, 17
Brickellia monocephala B.L. Rob. GTO, MICH; 10, 13, 17, 18
Brickellia nutanticeps S.F. Blake GTO, MICH, QRO; 6, 11, 16, 17, 19, 20
Brickellia oliganthes (Less.) A. Gray GTO, MICH, QRO; 3, 7, 18
Brickellia paniculata (Mill.) B.L. Rob. GTO, MICH, QRO; 5, 6, 19
Brickellia pavonii (A. Gray) B.L. Turner GTO, MICH, QRO; 7
Brickellia pedunculosa (DC.) Harc. & Beaman GTO, MICH, QRO; 3, 5, 9, 16, 17, 18, 19, 20
Brickellia pendula (Schrad.) A. Gray GTO, MICH, QRO; 17, 18, 19, 20
Brickellia scoparia (DC.) A. Gray GTO, MICH, QRO; 5, 6, 12, 15
Brickellia secundiflora (Lag.) A. Gray GTO, MICH, QRO; 2, 3, 4, 5, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Brickellia squarrosa B.L. Rob. & Seaton MICH; 17, 18, 19
Brickellia subuligera (Schauer) B.L. Turner GTO, MICH, QRO; 6, 7, 11, 12, 15
Brickellia tomentella A. Gray GTO, QRO; 5, 8, 11
Brickellia veronicifolia (Kunth) A. Gray GTO, MICH, QRO; 5, 6, 7, 11, 12, 14, 16, 20
Carminatia alvarezii Rzed. & Calderón MICH, QRO; 6, 7
Carminatia recondita McVaugh MICH, QRO; 6, 7, 12, 16, 18, 20
Carminatia tenuiflora DC. GTO, MICH, QRO; 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Carphochaete grahamii A. Gray GTO, MICH, QRO; 3, 5, 9, 16, 17, 18, 19, 20
Chromolaena bigelovii (A. Gray) R.M. King & H. Rob. QRO; 6

Apéndice. Continuación.

Chromolaena collina (DC.) R.M. King & H. Rob. GTO, MICH, QRO; 4, 5, 6, 7, 8, 11, 12, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Chromolaena odorata (L.) R.M. King & H. Rob. GTO, MICH, QRO; 5, 6, 7
Chromolaena pulchella (Kunth) R.M. King & H. Rob. GTO, MICH, QRO; 10, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Conoclinium betonicifolium (Mill.) R.M. King & H. Rob. GTO
Critonia daleoides DC. QRO; 7
Critonia lozanoana (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob. QRO; 6
Critonia morifolia (Mill.) R.M. King & H. Rob. QRO; 6, 7, 12
Decachaeta incompta (DC.) R.M. King & H. Rob. GTO, MICH; 18
Fleischmannia porphyranthema (A. Gray) R.M. King & H. Rob. GTO, QRO; 12
Fleischmannia pycnocephala (Less.) R.M. King & H. Rob. GTO, MICH, QRO; 3, 6, 7, 12, 15, 18
Fleischmannia sonorae (A. Gray) R.M. King & H. Rob. GTO, MICH; 15, 19
Isocarpha oppositifolia (L.) Cass. QRO; 7
Koanophyllon albicaulis (Sch. Bip. ex Klatt) R.M. King & H. Rob. MICH, QRO; 6, 7
Koanophyllon longifolium (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob. GTO, QRO; 6, 7
Kyrsteniopsis spinaciifolia (DC.) B.L. Turner GTO, QRO; 5, 6, 7, 12, 16
Microspermum debile Benth. MICH; 18
Mikania cordifolia (L. f.) Willd. MICH, QRO; 7
Mikania micrantha Kunth MICH, QRO; 7
Mikania pyramidata Donn. Sm. QRO; 7
Oxylobus adscendens (Sch. Bip. ex Hemsl.) B.L. Rob. & Greenm. MICH; 17, 19
Peteravenia schultzii (Schnittsp.) R.M. King & H. Rob. GTO, MICH, QRO; 6, 7
Piqueria pilosa Kunth GTO, MICH; 17, 18, 20
Piqueria serrata A. Gray GTO; 5
Piqueria trinervia Cav. GTO, MICH, QRO; 6, 7, 11, 12, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Stevia aschenborniana Sch. Bip. MICH, QRO; 12
Stevia berlandieri A. Gray GTO, QRO; 6, 7, 11
Stevia caracasana DC. MICH, QRO; 16, 18, 19
Stevia clinopodioides Greenm. MICH; 20
Stevia connata Lag. MICH; 17, 18
Stevia deltoidea Greene GTO, MICH, QRO; 3, 6, 18
Stevia dictyophylla B.L. Rob. GTO, MICH; 3
Stevia elatior Kunth GTO, MICH, QRO; 3, 4, 6, 11, 16, 17, 18, 19, 20
Stevia eupatoria (Spreng.) Willd. GTO, MICH, QRO; 16, 19, 20
Stevia incognita Grashoff MICH, QRO; 16, 20
Stevia jorullensis Kunth GTO, MICH, QRO; 3, 6, 12, 16, 17, 19, 20
Stevia latifolia Benth. GTO, MICH, QRO; 7, 17, 18, 19
Stevia lucida Lag. GTO, MICH, QRO; 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 11, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Stevia micradenia B.L. Rob. MICH; 17, 18
Stevia micrantha Lag. GTO, MICH, QRO; 3, 6, 8, 11, 12, 13, 15, 17, 18, 19, 20
Stevia monardifolia Kunth GTO, MICH, QRO; 11, 12, 16, 17, 19, 20
Stevia nelsonii B.L. Rob. GTO, MICH, QRO; 18, 19, 20
Stevia origanoides Kunth GTO, MICH, QRO; 5, 6, 13, 17, 18, 19, 20
Stevia ovata Willd. GTO, MICH, QRO; 3, 4, 6, 18, 19
Stevia pilosa Lag. GTO, MICH, QRO; 7, 12, 16, 20
Stevia porphyrea McVaugh GTO, MICH, QRO; 2, 6, 16, 19, 20
Stevia purpusii B.L. Rob. GTO, MICH, QRO; 3
Stevia pyrolifolia Schltdl. QRO; 6
Stevia salicifolia Cav. GTO, MICH, QRO; 3, 5, 11, 12, 15, 18, 19, 20
Stevia serrata Cav. GTO, MICH, QRO; 2, 3, 4, 5, 6, 7, 10, 11, 12, 13, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Stevia suaveolens Lag. GTO, MICH, QRO; 3, 20
Stevia subpubescens Lag. GTO, MICH; 17, 18, 19, 20
Stevia tomentosa Kunth GTO, MICH, QRO; 4, 11, 12, 19, 20
Stevia trifida Lag. GTO, MICH; 18
Stevia triflora DC. MICH; 18
Stevia viscida Kunth GTO, MICH, QRO; 3, 5, 6, 9, 11, 15, 17, 18, 19, 20

Apéndice. Continuación.

Steviopsis adenosperma (Sch. Bip.) B.L. Turner MICH, QRO; 16
Steviopsis rapunculoides (DC.) R.M. King & H. Rob. GTO, MICH, QRO; 8, 11
Steviopsis squamulosa (A. Gray) B.L. Turner GTO; 4
Steviopsis thyrsiflora (A. Gray) B.L. Turner GTO, QRO; 3, 5, 12, 15
Tamaulipa azurea (DC.) R.M. King & H. Rob. QRO; 6, 12
Trichocoronis sessilifolia (Schauer) B. L. Rob. GTO, MICH; 7, 10, 17

Tribu Gnaphalieae
Chionolaena salicifolia (Bertol.) G.L. Nesom GTO, MICH, QRO; 6, 16, 17, 19, 20
Gamochaeta americana (Mill.) Wedd. GTO, MICH, QRO; 3, 7, 16, 17, 18, 19, 20
Gamochaeta falcata (Lam.) Cabrera GTO, MICH, QRO; 6, 18
Gamochaeta purpurea (L.) Cabrera GTO, QRO; 2, 3
Pseudognaphalium attenuatum (DC.) Anderb. MICH; 17, 18
Pseudognaphalium bourgovii (A. Gray) Anderb. MICH; 13, 17, 19, 20
Pseudognaphalium brachypterum (DC.) Anderb. QRO; 6, 16
Pseudognaphalium canescens (DC.) Anderb. GTO, MICH, QRO; 3, 6, 11, 16, 18
Pseudognaphalium chartaceum (Greenm.) Anderb. GTO, MICH, QRO; 17, 18, 20
Pseudognaphalium conoideum (Kunth) Anderb. MICH; 20
Pseudognaphalium inornatum (DC.) Anderb. GTO, MICH, QRO; 12, 13, 15, 17, 18
Pseudognaphalium liebmannii (Sch. Bip. ex Klatt) Anderb. GTO, MICH, QRO; 20
**Pseudognaphalium luteoalbum* (L.) Hilliard & B.L. Burtt MICH, QRO; 6, 16, 20
Pseudognaphalium oxyphyllum (DC.) Kirp. GTO, MICH, QRO; 12, 17, 20
Pseudognaphalium purpurascens (DC.) Anderb. GTO, MICH, QRO; 10, 16
Pseudognaphalium roseum (Kunth) Anderb. GTO, MICH, QRO; 11, 17, 18, 20
Pseudognaphalium semilanatum (DC.) Anderb. GTO, MICH, QRO; 3, 16, 17, 19, 20
Pseudognaphalium stramineum (Kunth) Anderb. GTO, MICH, QRO; 16, 17
Pseudognaphalium viscosum (Kunth) Anderb. GTO, MICH, QRO; 12, 19, 20

Tribu Gochnatieae
Gochnatia hypoleuca (DC.) A. Gray GTO, QRO; 6, 12
Gochnatia magna M.C. Johnst. GTO, QRO; 5, 6, 7

Tribu Helenieae
Helenium mexicanum Kunth GTO, MICH, QRO; 1, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 12, 15, 16, 17, 18, 19
Helenium quadridentatum Labill. MICH, QRO; 6, 7, 11
Helenium scorzonerifolium (DC.) A. Gray MICH; 19, 20

Tribu Heliantheae
Acmella radicans (Jacq.) R.K. Jansen GTO, MICH; 8, 13, 14, 15, 17, 18
Acmella repens (Walter) Rich. GTO, MICH, QRO; 6, 7, 11, 12, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Aldama buddleiiformis (DC.) E.E. Schill. & Panero GTO, MICH, QRO; 3, 9, 10, 15, 16, 17, 18, 20
Aldama cornifolia (Kunth) E.E. Schill. & Panero GTO, MICH, QRO; 3
Aldama dentata La Llave GTO, MICH, QRO; 6, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Aldama excelsa (Willd.) E.E. Schill. & Panero GTO, MICH, QRO; 3, 11, 16, 17, 18
Aldama flava (Hemsl.) E.E. Schill. & Panero MICH; 18
Aldama ghiesbreghtii (Hemsl.) E.E. Schill. & Panero MICH, QRO; 11, 16, 17, 18, 20
Aldama hypochlora (S.F. Blake) E.E. Schill. & Panero GTO, MICH; 17, 18, 19
Aldama linearis (Cav.) E.E. Schill. & Panero GTO, MICH, QRO; 3, 4, 5, 10, 11, 12, 15, 16, 18, 19, 20
Aldama michoacana (B.L. Turner & F.G. Davies) E.E. Schill. & Panero MICH; 20

Apéndice. Continuación.

Aldama pachycephala (DC.) E.E. Schill. & Panero GTO, MICH; 4, 9, 17, 18
Aldama palmeri (A. Gray) E.E. Schill. & Panero MICH; 13, 17
Aldama subcanescens (S.F. Blake) E.E. Schill. & Panero MICH; 18 (endémica de la región)
Ambrosia camphorata (Greene) W.W. Payne GTO; 4, 9
Ambrosia canescens A. Gray GTO, MICH, QRO; 1, 3, 10, 15, 17, 18
Ambrosia confertiflora DC. GTO, MICH, QRO; 4, 5, 6, 11
Ambrosia cordifolia (A. Gray) W.W. Payne GTO, QRO; 4, 5, 6, 11, 12, 16
Ambrosia peruviana Willd. GTO, MICH, QRO; 9, 10, 11, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Baltimora geminata (Brandegee) Stuessy QRO; 6
Calanticaria bicolor (S.F. Blake) E.E. Schill. & Panero GTO, QRO; 12
Calyptocarpus vialis Less. GTO, MICH, QRO; 5, 6, 9, 11, 17, 18
Chromolepis heterophylla Benth. MICH; 19, 20
Clibadium arboreum Donn. Sm. QRO; 7
Davilanthus huajuapanus (Panero & Villaseñor) E.E. Schill. & Panero MICH; 13
Delilia biflora (L.) Kuntze GTO, MICH, QRO; 6, 9, 13, 14, 17, 18, 20
Dendroviguiera pringlei (Fernald) E.E. Schill. & Panero GTO, MICH, QRO; 11, 12
Dendroviguiera puruana (Paray) E.E. Schill. & Panero MICH; 19
Dendroviguiera quinqueradiata (Cav.) E.E. Schill. & Panero GTO, MICH; 2, 9, 10, 15, 17
Dendroviguiera splendens (Panero & E.E. Schill.) E.E. Schill. & Panero GTO, MICH; 8, 13, 15, 18
Dugesia mexicana (A. Gray) A. Gray QRO; 16, 20
Eclipta prostrata (L.) L. GTO, MICH, QRO; 6, 7, 8, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19
Euphrosyne partheniifolia DC. GTO, MICH, QRO; 2, 5, 11, 14, 15, 17
Flourensia laurifolia DC. GTO, QRO; 5, 7
Flourensia resinosa (Brandegee) S.F. Blake QRO; 12
Hedosyne ambrosiifolia (A. Gray) Strother GTO, QRO; 12, 16
Helianthella mexicana A. Gray GTO; 1, 5
Helianthus annuus L. GTO, MICH; 10
Helianthus laciniatus A. Gray GTO, MICH, QRO; 4, 5, 6, 10, 11, 15
Heliomeris multiflora Nutt. GTO, MICH, QRO; 5, 12
Heliopsis annua Hemsl. GTO, MICH, QRO; 2, 4, 5, 8, 9, 10, 11, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 20
Heliopsis buphthalmoides (Jacq.) Dunal GTO, MICH, QRO; 7, 19, 20
Heliopsis longipes (A. Gray) S.F. Blake GTO, QRO; 7
Heliopsis parvifolia A. Gray GTO, QRO; 5, 6, 7
Heliopsis procumbens Hemsl. MICH; 19, 20
Hybridella globosa (Ortega) Cass. GTO, QRO; 4, 5, 11, 12, 16
Hymenostephium cordatum (Hook. & Arn.) S.F. Blake MICH, QRO; 7, 17, 18, 19
Iostephane heterophylla (Cav.) Hemsl. GTO, MICH, QRO; 3, 5, 6, 9, 10, 12, 16, 18, 19, 20
Iostephane madrensis (S. Watson) Strother GTO; 3, 4
Jefea lantanifolia (S. Schauer) Strother GTO, QRO; 5, 6, 7, 11, 12, 16
Lagascea angustifolia DC. GTO; 2
Lagascea helianthifolia Kunth MICH, QRO; 6, 7, 12, 17, 18, 19
Lagascea heteropappus Hemsl. MICH; 17, 18, 19, 20
Lasianthaea aurea (D. Don) K.M. Becker GTO, MICH, QRO; 5, 9, 10, 16, 17, 18, 19
Lasianthaea ceanothifolia (Willd.) K.M. Becker GTO, MICH, QRO; 2, 6, 12, 19, 20
Lasianthaea crocea (A. Gray) K.M. Becker GTO, MICH
Lasianthaea fruticosa (L.) K.M. Becker GTO, MICH, QRO; 7, 17, 18, 19, 20
Lasianthaea palmeri (Greenm.) K.M. Becker MICH, QRO; 16, 17, 18
Melanthera nivea (L.) Small MICH, QRO; 7
Montanoa bipinnatifida (Kunth) K. Koch MICH; 13, 17, 19
Montanoa frutescens (Mairet ex DC.) Hemsl. GTO, MICH, QRO; 10, 12, 17, 18
Montanoa grandiflora Alamán ex DC. GTO, MICH, QRO; 7, 15, 16, 17, 18, 19, 20

Apéndice. Continuación.

Montanoa leucantha (Lag.) S.F. Blake GTO, MICH, QRO; 1, 2, 3, 6, 9, 10, 11, 14, 15, 17, 18, 19, 20
Montanoa mollissima Brongn. ex Groenl. QRO; 6, 11, 12
Montanoa tomentosa Cerv. GTO, MICH, QRO; 4, 5, 6, 7, 10, 11, 12, 13
Otopappus epaleaceus Hemsl. MICH; 19
Parthenium bipinnatifidum (Ortega) Rollins GTO, MICH, QRO; 2, 4, 5, 9, 10, 11, 12, 14, 16, 17, 18
Parthenium confertum A. Gray QRO; 12, 16
Parthenium fruticosum Less. QRO; 7
Parthenium hysterophorus L. GTO, MICH, QRO; 6, 7, 9, 13, 14, 15, 18
Parthenium incanum Kunth GTO, MICH, QRO; 1, 4, 5, 6, 10, 12, 16
Perymenium arriagae Rzed. & Calderón QRO; 6, 12 (endémica de la región)
Perymenium buphthalmoides DC. GTO, MICH, QRO; 3, 5, 9, 11, 15, 16, 18, 19
Perymenium globosum B.L. Rob. MICH; 17
Perymenium mendezii DC. GTO, MICH, QRO; 3, 4, 5, 10, 12, 20
Perymenium moctezumae Rzed. & Calderón QRO; 12 (endémica de la región)
Perymenium ovalifolium (A. Gray) B.L. Turner QRO; 6, 7, 12
Perymenium sotoarenasii Rzed. & Calderón QRO; 6 (endémica de la región)
Podachaenium eminens (Lag.) Sch. Bip. MICH, QRO; 7, 18
Rumfordia floribunda DC. MICH; 17
Salmea oligocephala Hemsl. MICH, QRO; 6, 7, 17, 18
Salmea scandens (L.) DC. MICH, QRO; 7
Sanvitalia angustifolia Engelm. ex A. Gray GTO, MICH, QRO; 14
Sanvitalia ocymoides DC. GTO, MICH, QRO; 3, 4, 10, 11, 15, 18
Sanvitalia procumbens Lam. GTO, MICH, QRO; 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 14, 16, 18, 19
Sclerocarpus uniserialis (Hook.) Hemsl. GTO, MICH, QRO; 5, 6, 7, 10, 11, 12, 19
Simsia amplexicaulis (Cav.) Pers. GTO, MICH, QRO; 2, 4, 6, 9, 10, 11, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Simsia bicentenarialis Rzed. & Calderón GTO, QRO; 6, 7, 12 (endémica de la región)
Simsia foetida (Cav.) S.F. Blake GTO, MICH, QRO; 11, 16
Simsia lagasciformis DC. GTO, MICH, QRO; 11, 13, 15
Tetrachyron discolor (A. Gray) Wussow & Urbatsch QRO; 6, 7, 12
Tetrachyron omissum Rzed. & Calderón QRO; 7 (endémica de la región)
Tetrachyron websteri (Wussow & Urbatsch) B.L. Turner QRO; 6, 12
Tithonia longiradiata (Bertol.) S.F. Blake QRO; 7
Tithonia rotundifolia (Mill.) S.F. Blake GTO, MICH
Tithonia tubiformis (Jacq.) Cass. GTO, MICH, QRO; 3, 4, 6, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 20
Verbesina abietifolia Rzed. & Calderón QRO; 7
Verbesina angustifolia (Benth.) S.F. Blake GTO, MICH; 19
Verbesina breedlovei B.L. Turner MICH; 19, 20
Verbesina carranzae P. Carrillo QRO; 7
Verbesina encelioides (Cav.) A. Gray GTO, MICH, QRO; 4, 5, 6, 7, 10, 11
Verbesina fastigiata B.L. Rob. & Greenm. MICH; 17, 18, 19, 20
Verbesina grayii (Sch. Bip.) Benth. ex Hemsl. MICH; 17, 18, 19, 20
Verbesina hidalgoana B.L. Turner QRO; 10
Verbesina hypomalaca B.L. Rob. & Greenm. GTO, MICH; 17, 18, 19
Verbesina klattii B.L. Rob. & Greenm. MICH; 17, 18, 19, 20
Verbesina longipes Hemsl. MICH, QRO; 12
Verbesina mexiae B.L. Turner MICH; 19, 20
Verbesina mollis Kunth GTO, MICH, QRO; 3, 5, 9, 11, 12, 13
Verbesina montanoifolia B.L. Rob. & Greenm. GTO, MICH; 13, 17, 18, 19
Verbesina oncophora B.L. Rob. & Seaton GTO, MICH, QRO; 18, 19, 20
Verbesina pantoptera S.F. Blake MICH; 18
Verbesina parviflora (Kunth) S.F. Blake GTO, MICH, QRO; 3, 17, 18

Apéndice. Continuación.

Verbesina pedunculosa (DC.) B.L. Rob. GTO, MICH, QRO; 10, 12
Verbesina persicifolia DC. GTO, QRO; 7
Verbesina pietatis McVaugh MICH, QRO; 13, 17, 18
Verbesina robinsonii (Klatt) Fernald ex B.L. Rob. & Greenm. GTO, QRO; 5, 6, 7, 11, 12
Verbesina seatonii S.F. Blake MICH; 20
Verbesina serrata Cav. GTO, MICH, QRO; 2, 3, 4, 5, 9, 10, 11, 12, 14, 15, 16, 18, 19
Verbesina sphaerocephala A. Gray GTO, MICH; 2, 3, 8, 10, 15, 17, 18
Verbesina steinmannii P. Carrillo QRO; 7, 11 (endémica de la región)
Verbesina suberosa P. Carrillo GTO; 3 (endémica de la región)
Verbesina tetraptera (Ortega) A. Gray GTO, MICH, QRO; 13, 17, 18, 20
Verbesina turbacensis Kunth MICH, QRO; 7
Verbesina virgata Cav. GTO, MICH, QRO; 4, 5, 6, 11, 12, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Viguiera dentata (Cav.) Spreng. GTO, MICH, QRO; 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 15, 17, 18, 19, 20
Viguiera paneroana Rzed. & Calderón QRO; 7 (endémica de la región)
Viguiera sessilifolia DC. GTO, MICH, QRO; 3, 5, 9, 16, 17, 18, 19, 20
Wedelia acapulcensis Kunth GTO, MICH, QRO; 6, 7, 10, 11, 12, 13, 16
Xanthium strumarium L. GTO, MICH, QRO; 4, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 18
Zaluzania augusta (Lag.) Sch. Bip. GTO, MICH, QRO; 2, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 12, 15, 16
Zaluzania megacephala Sch. Bip. GTO, QRO; 5, 6, 11, 12
Zaluzania montagnifolia (Sch. Bip.) Sch. Bip. MICH; 19
Zaluzania triloba (Ortega) Pers. GTO, QRO; 1, 4, 5, 6, 10, 12, 16
Zinnia americana (Mill.) Olorode & A.M. Torres GTO, MICH, QRO; 6, 7, 17
Zinnia angustifolia Kunth GTO, MICH, QRO; 3, 9
Zinnia bicolor (DC.) Hemsl. GTO, MICH; 3, 10
Zinnia guanajuatensis (Calderón & Rzed.) B.L. Turner GTO; 4, 5, 10 (endémica de la región)
Zinnia haageana Regel GTO, MICH, QRO; 8, 10, 11, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 20
Zinnia microglossa (DC.) McVaugh GTO; 8
Zinnia peruviana (L.) L. GTO, MICH, QRO; 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Zinnia purpusii Brandegee MICH; 17
Zinnia violacea Cav. MICH; 20
Zinnia zamudiana Calderón & Rzed. QRO; 12 (endémica de la región)

Tribu Inuleae
Blumea viscosa (Mill.) V.M. Badillo MICH; 20
Pluchea carolinensis (Jacq.) G. Don GTO, MICH, QRO; 5, 6, 7, 10, 12, 13, 19
Pluchea salicifolia (Mill.) S.F. Blake GTO, MICH, QRO; 5, 6, 7, 10, 11, 12, 13, 16, 17, 19, 20

Tribu Liabeae
Sinclairia glabra (Hemsl.) Rydb. MICH; 17, 19
Sinclairia klattii (B.L. Rob. & Greenm.) H. Rob. & Brettell MICH; 18

Tribu Millerieae
Alloispermum integrifolium (DC.) H. Rob. MICH, QRO; 7, 17, 19
Alloispermum michoacanum (B.L. Rob.) B.L. Turner MICH; 17, 19, 20
Alloispermum palmeri (S. Watson ex A. Gray) C.F. Fernández & Urbatsch MICH; 17
Alloispermum scabrum (Lag.) H. Rob. GTO, MICH, QRO; 3, 5, 6, 12, 13, 17, 18, 19, 20
Desmanthodium fruticosum Greenm. MICH; 19
Dyscritothamnus filifolius B.L. Rob. GTO, QRO; 6, 12
Dyscritothamnus mirandae Paray GTO, QRO; 5, 6, 12
Galinsoga longipes Canne GTO, MICH; 4, 17, 19
Galinsoga parviflora Cav. GTO, MICH, QRO; 4, 5, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Galinsoga triradiata Canne MICH; 17
Guardiola mexicana Humb. & Bonpl. GTO, MICH; 10, 13, 17, 18, 19, 20
Jaegeria bellidiflora (Sessé & Moc. ex DC.) A.M. Torres & Beaman MICH, QRO; 12, 17, 18, 19, 20

Apéndice. Continuación.

Jaegeria glabra (S. Watson) B.L. Rob. GTO, MICH, QRO; 16, 19, 20
Jaegeria hirta (Lag.) Less. GTO, MICH, QRO; 3, 5, 6, 7, 13, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Jaegeria macrocephala Less. MICH; 17, 18
Jaegeria pedunculata Hook. & Arn. GTO, MICH; 18, 19
Jaegeria purpurascens B.L. Rob. GTO, QRO; 9, 16
Melampodium americanum L. MICH, QRO; 18
Melampodium aureum Brandegee MICH; 18, 19
Melampodium bibracteatum S. Watson MICH, QRO; 16, 17, 19
Melampodium divaricatum (Rich.) DC. GTO, MICH, QRO; 6, 7, 10, 11, 13, 14, 15, 17, 18, 19, 20
Melampodium glabrum S. Watson GTO, MICH, QRO; 9, 11, 12, 13, 14, 15, 17, 18
Melampodium gracile Less. MICH, QRO; 7, 13, 17
Melampodium longifolium Cerv. ex Cav. GTO, MICH, QRO; 3, 5, 6, 11, 16, 17, 20
Melampodium longipilum B.L. Rob. GTO, MICH, QRO; 5, 6, 12
Melampodium microcephalum Less. GTO, MICH, QRO; 6, 13, 14, 15, 18, 19, 20
Melampodium montanum Benth. GTO, MICH, QRO; 5, 7, 12, 18, 19, 20
Melampodium perfoliatum (Cav.) Kunth GTO, MICH, QRO; 3, 6, 8, 10, 11, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Melampodium repens Sessé & Moc. GTO, MICH, QRO; 11, 16, 17, 19, 20
Melampodium sericeum Lag. GTO, MICH, QRO; 2, 3, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Melampodium strigosum Stuessy GTO, MICH, QRO; 5, 6, 11, 12, 16, 17
Milleria quinqueflora L. GTO, MICH, QRO; 6, 7, 8, 9, 13, 14, 15, 18, 19, 20
Oteiza acuminata La Llave GTO, MICH, QRO; 11, 16, 20
Sabazia elata (Canne) B.L. Turner QRO; 6 (endémica de la región)
Sabazia glandulosa (Canne) B.L. Turner QRO; 7 (endémica de la región)
Sabazia humilis (Kunth) Cass. MICH; 20
Sabazia multiradiata (Seaton) Longpre GTO, QRO
Schistocarpha bicolor Less. QRO; 7
Schistocarpha eupatorioides (Fenzl) Kuntze QRO; 7
Sigesbeckia agrestis Poepp. & Endl. GTO, MICH, QRO; 6, 17, 18, 19
Sigesbeckia jorullensis Kunth GTO, MICH, QRO; 16, 17, 19, 20
Smallanthus maculatus (Cav.) H. Rob. GTO, MICH, QRO; 3, 6, 7, 9, 12, 16, 17, 18, 19
Tridax balbisioides (Kunth) A. Gray GTO, MICH, QRO; 4, 11, 14, 15, 16
Tridax brachylepis Hemsl. MICH; 19
Tridax coronopifolia (Kunth) Hemsl. GTO, MICH, QRO; 3, 4, 5, 6, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 17, 18, 19
Tridax palmeri A. Gray GTO, QRO; 5, 12
Tridax procumbens L. MICH, QRO; 6
Tridax rosea Sch. Bip. ex B.L. Rob. & Greenm. GTO, QRO; 5, 11, 12, 16
Tridax trilobata (Cav.) Hemsl. GTO, MICH, QRO; 8, 16, 17, 18, 19, 20
Trigonospermum alexandri Rzed., Calderón & Pérez-Calix MICH; 18 (endémica de la región)
Trigonospermum annuum McVaugh & Lask. GTO, MICH, QRO; 2, 3, 6, 13, 15, 17, 18, 19, 20
Trigonospermum melampodioides DC. MICH; 18, 19

Tribu Mutisieae

Chaptalia hololeuca Greene GTO, QRO; 4, 7, 10, 11
Chaptalia lyratifolia Burkart GTO
Chaptalia nutans (L.) Pol. GTO, MICH, QRO; 3, 6, 16
Chaptalia runcinata Kunth MICH; 17, 18, 20
Chaptalia transiliens G.L. Nesom GTO, QRO; 6, 10, 12
Leibnitzia lyrata (D. Don) G.L. Nesom GTO, MICH, QRO; 6, 16, 19, 20

Tribu Nassauvieae

Acourtia carranzae L. Cabrera QRO; 6 (endémica de la región)
Acourtia coulteri (A. Gray) Reveal & R.M. King GTO, QRO; 4, 6, 7

Apéndice. Continuación.

Acourtia elizabethiae Rzed. & Calderón QRO; 6, 12 (endémica de la región)
Acourtia fruticosa (Lex.) B.L. Turner GTO, MICH, QRO; 1, 3, 8, 11, 13, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Acourtia hidalgoana B.L. Turner GTO, QRO; 5, 6, 10, 11, 12
Acourtia humboldtii (Less.) B.L. Turner GTO, MICH, QRO; 17, 18, 19, 20
Acourtia joaquinensis L. Cabrera QRO; 12 (endémica de la región)
Acourtia lepidopoda (B.L. Rob.) Reveal & R.M. King MICH; 17
Acourtia lozanoi (Greenm.) Reveal & R.M. King QRO; 6, 12
Acourtia michoacana (B.L. Rob.) Reveal & R.M. King MICH; 17, 18
Acourtia moctezumae Rzed. & Calderón QRO; 6, 7 (endémica de la región)
Acourtia moschata (La Llave) DC. GTO, MICH, QRO; 3, 10, 11, 15, 16, 17, 18, 19
Acourtia nana (A. Gray) Reveal & R.M. King GTO, QRO; 4
Acourtia oxylepis (A. Gray) Reveal & R.M. King GTO, QRO; 5, 12
Acourtia parryi (A. Gray) Reveal & R.M. King GTO, QRO; 4, 5, 6, 12
Acourtia platyphylla (A. Gray) Reveal & R.M. King GTO, MICH, QRO; 5, 15, 17, 18, 20
Acourtia pringlei (B.L. Rob. & Greenm.) Reveal & R.M. King MICH; 18
Acourtia purpusii (Brandegee) Reveal & R.M. King GTO, QRO; 3, 6, 7, 12
Acourtia queretarana B.L. Turner GTO, QRO; 6, 7, 12
Acourtia reticulata (Lag. ex D. Don) Reveal & R.M. King GTO, MICH, QRO; 10, 11, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19
Acourtia runcinata (Lag. ex D. Don) B.L. Turner QRO; 6, 12
Acourtia simulata (S.F. Blake) Reveal & R.M. King MICH; 17
Acourtia tomentosa (Brandegee) Reveal & R.M. King GTO, QRO; 4, 12
Acourtia turbinata (Lex.) DC. GTO, MICH, QRO; 2, 3, 8, 16, 18, 19, 20
Acourtia venturae L. Cabrera GTO; 5 (endémica de la región)
Acourtia veracruzana B.L. Turner QRO; 16
Acourtia wislizeni (A. Gray) Reveal & R.M. King GTO; 3, 5, 10
Jungia pringlei Greenm. MICH; 17
Trixis angustifolia DC. GTO, MICH, QRO; 4, 5, 6, 10, 11, 12, 16
Trixis inula Crantz GTO, MICH, QRO; 5, 6, 7, 12, 14
Trixis mexicana Lex. GTO, MICH, QRO; 5, 6, 8, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19
Trixis michuacana Lex. GTO, MICH; 2, 17, 18, 19

Tribu Neurolaeneae
Calea ternifolia Kunth GTO, MICH, QRO; 1, 5, 6, 7, 11, 12, 18
Calea urticifolia (Mill.) DC. GTO, MICH, QRO; 7, 18, 19
Neurolaena lobata (L.) Cass. QRO; 7

Tribu Perityleae
Eutetras palmeri A. Gray GTO; 1, 2, 3
Eutetras pringlei Greenm. GTO, QRO; 4, 11, 12, 15
Galeana pratensis (Kunth) Rydb. GTO, MICH, QRO; 2, 8, 10, 13, 14, 15, 17, 18, 19, 20
Perityle microglossa Benth. GTO, MICH, QRO; 6, 7

Tribu Senecioneae
Barkleyanthus salicifolius (Kunth) H. Rob. & Brettell GTO, MICH, QRO; 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 14, 16, 17, 18, 19, 20
Digitacalia jatrophoides (Kunth) Pippen GTO, MICH, QRO; 7, 12, 13, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Erechtites hieracifolia (L.) Raf. ex DC. MICH, QRO; 7, 19
Packera bellidifolia (Kunth) W.A. Weber & A. Löve MICH; 19, 20
Packera coahuilensis (Greenm.) C. Jeffrey QRO; 7, 12
Packera sanguisorbae (DC.) C. Jeffrey GTO, MICH, QRO; 5, 6, 7, 10, 16, 17, 18, 19, 20
Packera tampicana (DC.) C. Jeffrey QRO; 7

Apéndice. Continuación.

Packera toluccana (DC.) W.A. Weber & A. Löve GTO, MICH, QRO; 6, 11, 17, 19, 20
Pittocaulon praecox (Cav.) H. Rob. & Brettell GTO, MICH, QRO; 5, 6, 11, 12, 15, 16, 17, 18, 20
Pittocaulon velatum (Greenm.) H. Rob. & Brettell MICH; 13, 17, 19, 20
Psacalium amplifolium (DC.) H. Rob. & Brettell MICH; 19
Psacalium brachycomum (S.F. Blake) H. Rob. & Brettell MICH; 20 (endémica de la región)
Psacalium cirsiifolium (Zucc.) H. Rob. & Brettell MICH; 18, 19
Psacalium goldsmithii (B.L. Rob.) H. Rob. & Brettell MICH; 19
Psacalium holwayanum (B.L. Rob.) Rydb. MICH; 19
Psacalium laxiflorum Benth. MICH; 18, 19, 20
Psacalium megaphyllum (B.L. Rob. & Greenm.) Rydb. GTO, MICH, QRO; 10, 15, 16, 17, 18, 19
Psacalium napellifolium (Schauer) H. Rob. & Brettell QRO; 12, 16
Psacalium palmeri (Greene) H. Rob. & Brettell MICH; 17, 18, 20
Psacalium peltatum (Kunth) Cass. GTO, MICH, QRO; 2, 3, 6, 7, 9, 16, 17, 18, 19, 20
Psacalium platylepis (B.L. Rob. & Seaton) H. Rob. & Brettell GTO, MICH, QRO; 3, 8, 12, 15, 19
Psacalium pringlei (S. Watson) H. Rob. & Brettell MICH; 20
Psacalium radulifolium (Kunth) H. Rob. & Brettell GTO, QRO; 2, 3, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12
Psacalium silphiifolium (B.L. Rob. & Greenm.) H. Rob. & Brettell MICH; 19
Psacalium sinuatum (Cerv.) H. Rob. & Brettell GTO, MICH, QRO; 2, 3, 5, 6, 7, 12, 13, 15, 16, 17, 18, 19
Psacalium tabulare (Hemsl.) Rydb. MICH; 19
Psacalium tussilaginoides (Kunth) H. Rob. & Brettell GTO; 5, 9
Pseudogynoxys chenopodioides (Kunth) Cabrera QRO; 7
Roldana albonervia (Greenm.) H. Rob. & Brettell GTO, MICH, QRO; 15, 17, 18, 19, 20
Roldana angulifolia (DC.) H. Rob. & Brettell GTO, MICH, QRO; 3, 5, 6, 7, 9, 11, 12, 15, 16, 17, 19, 20
Roldana aschenborniana (Schauer) H. Rob. & Brettell GTO, QRO; 5, 6, 7, 10, 12, 15, 16
Roldana barba-johannis (DC.) H. Rob. & Brettell GTO, MICH, QRO; 6, 11, 12, 16, 17, 19, 20
Roldana chapalensis (S. Watson) H. Rob. & Brettell GTO, MICH; 3, 17, 18, 19
Roldana ehrenbergiana (Klatt) H. Rob. & Brettell QRO; 6
Roldana guadalajarensis (B.L. Rob.) H. Rob. & Brettell MICH; 17, 18
Roldana hederifolia (Hemsl.) H. Rob. & Brettell MICH; 17, 18, 19, 20
Roldana heracleifolia (Hemsl.) H. Rob. & Brettell GTO, MICH, QRO; 2, 3, 4, 6, 8, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 17, 18, 20
Roldana lanicaulis (Greenm.) H. Rob. & Brettell QRO; 6, 7
Roldana lineolata (DC.) H. Rob. & Brettell GTO, MICH, QRO; 3, 6, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Roldana lobata La Llave GTO, MICH; 15, 17, 18, 19
Roldana mexicana (McVaugh) H. Rob. & Brettell MICH; 17, 18
Roldana michoacana (B.L. Rob.) H. Rob. & Brettell GTO, MICH; 16, 17, 18, 19, 20
Roldana platanifolia (Benth.) H. Rob. & Brettell GTO, MICH; 8, 19
Roldana reticulata (DC.) H. Rob. & Brettell GTO, MICH, QRO; 3, 11, 12, 16, 17, 19
Roldana sessilifolia (Hook. & Arn.) H. Rob. & Brettell GTO, MICH, QRO; 2, 3, 4, 5, 9, 13, 16, 17, 18, 19
Roldana suffulta (Greenm.) H. Rob. & Brettell GTO, MICH; 15, 19, 20
Senecio alvarezensis Greenm. GTO; 5
Senecio argutus Kunth MICH, QRO; 19
Senecio callosus Sch. Bip. GTO, MICH, QRO; 3, 16, 17, 18, 19, 20
Senecio cinerarioides Kunth GTO, MICH, QRO; 11, 19, 20
Senecio deformis Klatt GTO, MICH, QRO; 3, 12, 19
Senecio flaccidus Less. GTO, QRO; 3, 4, 5, 16

Apéndice. Continuación.

Senecio helodes Benth. MICH; 19, 20
**Senecio inaequidens* DC. MICH, QRO; 16, 20
Senecio iodanthus Greenm. GTO, MICH, QRO; 11, 17
Senecio multidentatus Sch. Bip. ex Hemsl. GTO, MICH; 5, 6, 15, 17
Senecio picridis S. Schauer GTO, QRO; 5, 6, 7, 9, 11, 12, 15, 16
Senecio richardsonii B.L. Turner QRO; 7
Senecio stoechadiformis DC. GTO, MICH, QRO; 7, 12, 16, 17, 18, 19, 20
**Senecio vulgaris* L. GTO, MICH, QRO; 3, 16, 20
Telanthophora andrieuxii (DC.) H. Rob. & Brettell MICH, QRO; 6, 7, 20
Telanthophora grandifolia (Less.) H. Rob. & Brettell QRO; 7

Tribu Tageteae

Adenophyllum cancellatum (Cass.) Villarreal GTO, MICH, QRO; 2, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19
Adenophyllum porophyllum (Cav.) Hemsl. GTO, MICH, QRO; 13, 15, 17, 18, 20
Adenophyllum pulcherrimum (Strother) Villarreal GTO, MICH, QRO; 11, 20
Chrysactinia luzmariae Rzed. & Calderón GTO; 6 (endémica de la región)
Chrysactinia mexicana A. Gray GTO, MICH, QRO; 4, 5, 12
Chrysactinia pinnata S. Watson QRO; 6, 7
Dyssodia papposa (Vent.) Hitchc. GTO, MICH, QRO; 1, 2, 4, 5, 6, 7, 10, 11, 12, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Dyssodia pinnata (Cav.) B.L. Rob. GTO, MICH, QRO; 3, 5, 6, 9, 10, 11, 12, 16, 20
Dyssodia tagetiflora Lag. GTO, MICH, QRO; 2, 4, 7, 8, 11, 12, 13, 14, 15, 17, 18, 19, 20
Flaveria anomala B.L. Rob. QRO; 6
Flaveria pubescens Rydb. QRO; 6, 12
Flaveria trinervia (Spreng.) C. Mohr GTO, MICH, QRO; 4, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 14, 15, 18, 19
Hydropectis stevensii McVaugh GTO; 3
Pectis prostrata Cav. GTO, MICH, QRO; 3, 8, 11, 12, 13, 16, 17, 18, 19
Pectis repens Brandegee GTO, MICH, QRO; 3, 9, 11
Porophyllum coloratum (Kunth) DC. GTO, MICH, QRO; 6, 9, 10, 11, 12, 18
Porophyllum linaria (Cav.) DC. GTO, MICH, QRO; 3, 4, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 12, 15, 16, 18, 20
Porophyllum macrocephalum DC. GTO, MICH, QRO; 6, 7, 11, 12, 13, 14, 15, 18, 20
Porophyllum viridiflorum (Kunth) DC. GTO, MICH, QRO; 5, 6, 7, 9, 13, 14, 15, 17, 18, 19, 20
Tagetes erecta L. GTO, MICH, QRO; 3, 6, 7, 10, 11, 13, 16, 17, 18, 19, 20
Tagetes filifolia Lag. GTO, MICH, QRO; 5, 7, 17, 18, 19
Tagetes foetidissima DC. GTO, MICH; 17, 18, 19, 20
Tagetes jaliscensis Greenm. MICH; 18
Tagetes lucida Cav. GTO, MICH, QRO; 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Tagetes lunulata Ortega GTO, MICH, QRO; 3, 4, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 12, 14, 15, 16, 17, 18, 20
Tagetes micrantha Cav. GTO, MICH, QRO; 1, 3, 4, 5, 6, 11, 12, 13, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Tagetes moorei H. Rob. QRO; 6, 12
Tagetes persicifolius (Benth.) B.L. Turner GTO, MICH, QRO; 15, 16, 19, 20
Tagetes pringlei S. Watson GTO, MICH, QRO; 8, 9, 16, 17, 18, 19, 20
Tagetes subulata Cerv. GTO, MICH; 8, 9, 15, 16, 17, 18, 19
Tagetes tenuifolia Cav. GTO, MICH, QRO; 6, 11, 12, 15, 17, 18
Thymophylla acerosa (DC.) Strother GTO; 4, 10
Thymophylla pentachaeta (DC.) Small GTO, QRO; 1, 4, 5, 9, 10, 11, 12, 16
Thymophylla setifolia Lag. GTO, QRO; 3, 4, 5, 6, 9, 10, 12
Thymophylla tenuifolia (Cass.) Rydb. GTO, QRO; 4, 10

Tribu Vernonieae

Bolanosa coulteri A. Gray GTO, MICH; 8
Critoniopsis foliosa (Benth.) H. Rob. GTO, MICH; 10
Critoniopsis heydeana (J.M. Coult.) H. Rob. QRO; 6, 7
Critoniopsis obtusa (Gleason) H. Rob. GTO, QRO; 6, 7, 12

Apéndice. Continuación.

Critoniopsis salicifolia (DC.) H. Rob. MICH, QRO; 18
Critoniopsis solorzanoana (Rzed. & Calderón) MICH; 18 (endémica de la región)
Critoniopsis tomentosa (Lex.) H. Rob. GTO, MICH, QRO; 5, 10, 12, 16, 17, 18, 19, 20
Critoniopsis villaregalis (Carvajal) H. Rob. MICH; 18
Elephantopus mollis Kunth QRO; 7
Leiboldia serrata (D. Don) Gleason QRO; 6, 7
Lepidaploa canescens (Kunth) H. Rob. MICH, QRO; 7
Lepidaploa salzmannii (DC.) H. Rob. QRO; 7
Lepidaploa tortuosa (L.) H. Rob. QRO; 7
Pseudelephantopus spicatus (Aubl.) Rohr MICH, QRO; 6, 7, 17
Vernonanthura cordata (Kunth) H. Rob. MICH; 17, 19
Vernonanthura liatroides (DC.) H. Rob. GTO, MICH, QRO; 4, 5, 6, 7, 17, 18, 19, 20
Vernonanthura patens (Kunth) H. Rob. MICH, QRO; 7
Vernonanthura serratuloides (Kunth) H. Rob. GTO, MICH; 4, 8, 9, 10, 13, 15, 17, 20
Vernonia alamanii DC. GTO, MICH, QRO; 3, 5, 6, 7, 11, 12, 13, 15, 16, 17, 18, 19, 20
Vernonia greggii A. Gray GTO, QRO; 7, 8, 12, 16



Acta Botanica Mexicana 100: 293-315 (2012)

ENDEMIC ANGIOSPERM LINEAGES IN MEXICO: HOTSPOTS FOR CONSERVATION

Victoria Sosa[1,4] and J. Arturo De-Nova[2,3]

[1]Instituto de Ecología A.C., Biología Evolutiva,
Apdo. postal 63, 91070 Xalapa, Veracruz, Mexico.
[2]Universidad Autónoma de San Luis Potosí, Instituto de Investigación en Zonas Desérticas, Altair 200, 78377 San Luis Potosí, Mexico.
[3]Universidad Autónoma de San Luis Potosí, Facultad de Agronomía, km 14.5 carretera San Luis Potosí-Matehuala, 78321 San Luis Potosí, Mexico.
[4]Autor para la correspondencia: victoria.sosa@inecol.edu.mx

ABSTRACT

As a megadiverse country, Mexico harbors 4 to 8% of the flora of the world and of this, 51% is endemic. There is concern because several factors are impeding its conservation. In this paper, areas of endemism for the flowering plants of Mexico are identified to prioritize regions for conservation. To categorize zones for preservation, the approach followed takes biodiversity, weighted endemism and evolutionary history into account. Lineages of angiosperms, families, genera, and formal or informal groups within genera previously retrieved as monophyletic are selected to represent evolutionary history in equivalent spatial units. A database with 9416 entries based on specimens of species belonging to 259 monophyletic groups of angiosperms from Mexico was compiled, and their presence-absence recorded for every unit area. Species richness and weighted endemism index was calculated for each of these units. The results indicate that the majority of the regions with the highest indices of endemism have a dry climate with xeric vegetation, with the exception of two areas of tropical and temperate forests. They are: the northeastern rosette scrub in Nuevo León and Coahuila, gypsum grasslands in San Luis Potosí, the Sierra Gorda in Queréraro, Tolantongo in Hidalgo, the Tehuacán-Cuicatlán Valley in Puebla and Oaxaca, El Salto in Durango, Sierra de Quila in Jalisco, a western portion of the Balsas River Basin in Michoacán, Guerrero, Morelos and State of Mexico, the Tehuantepec area in Oaxaca, the Central Depression of Chiapas and El Triunfo in Chiapas. Some of the areas of endemism in the Chihuahuan Desert, Balsas River Basin, the Central Depression of Chiapas and the southern area of Oaxaca are not sufficiently protected. Approximately 340 species

were microendemic, i.e. restricted to a single quadrat, and the Cactaceae account for the majority of the species on the Mexican Red List.

Key words: Cactaceae, Chihuahuan Desert, endemism, Mega-Mexico, xeric vegetation.

RESUMEN

México está considerado como uno de los países megadiversos y en su territorio se encuentran entre 4 y 8% del número de total de especies de plantas del mundo, de las cuales 51% son endémicas. Existe una gran preocupación sobre la conservación de la flora mexicana, ya que se han detectado varias actividades y factores que la amenazan. En este trabajo se identifican áreas de endemismo para las angiospermas de México con el objetivo de priorizar regiones para conservación. Para categorizar estas zonas se sigue el enfoque que toma en cuenta la biodiversidad, el índice de endemismo ponderado y la historia evolutiva. Se identificaron los linajes de angiospermas, ya sean familias, géneros, o grupos infragenéricos con o sin estatus taxonómico que previamente se habían determinado como monofiléticos para representar la historia evolutiva en unidades espaciales equivalentes. Se construyó una base de datos de 9416 registros de especies de 259 grupos monofiléticos de angiospermas restringidas a México y se registró su presencia en estas áreas. Para cada una se calculó la riqueza de taxones y el índice de endemismo ponderado. Los resultados muestran que la mayoría de las zonas de más alto endemismo están en climas secos, con vegetación xérica, con dos excepciones de vegetación tropical y templada. Los índices de endemismo ponderado más altos se localizaron en: el área norte de matorral rosetófilo en Nuevo León y Coahuila, matorrales gipsófilos en San Luis Potosí, la Sierra Gorda en Querérato, Tolantongo en Hidalgo, el Valle de Tehuacán-Cuicatlán en Puebla y Oaxaca, El Salto en Durango, la Sierra de Quila en Jalisco, la zona oeste de la Depresión del Balsas en Michoacán, Guerrero, Morelos y el Estado de México, la zona de Tehuantepec en Oaxaca y El Triunfo en Chiapas. Algunas áreas de endemismo en el Desierto Chihuahuense, en la Cuenca del Balsas y en la Depresión de Chiapas, así como del sur de Oaxaca no están suficientemente protegidas. Se registraron aproximadamente 340 especies con distribución restringida a un solo cuadrante y de éstas la mayoría de las que se incluyen en la lista de taxones amenazados de México pertenecen a las Cactaceae.

Palabras clave: Cactaceae, Desierto Chihuahuense, endemismo, Mega-México, vegetación xérica.

INTRODUCTION

Different criteria have been applied to prioritize areas for conservation and undoubtedly the most widely used is the concentration of endemic species undergoing increased habitat loss. The areas defined this way are known as "biodiversity hotspots" (Myers et al., 2000). Globally, thirty-five biodiversity hotspots, comprising 44% of the total number of species of vascular plants, have been identified and Mesoamerica is one of them (Myers et al., 2000; Mittermeier et al., 2011).

Other approaches for prioritizing areas for conservation have added the element of evolutionary history, because diversity and evolutionary history are unequally distributed in different areas of the world (Vane-Wright et al., 1991). Among these approaches, phylogenetic endemism uses phylogenetic diversity and weighted endemism as measures to identify areas for conservation based on equivalent spatial units (Rosauer et al., 2009). Additionally, attributes such as scarcity (Cadotte & Davies, 2010), local and global rarity of taxa (e.g. Crain et al., 2011), phylogenetic distinctiveness and isolation (e.g. Collen et al., 2011), phylogenetic diversity (Forest et al., 2007) and functional diversity (e.g. Devictor et al., 2010; Pio et al., 2011) have variously been incorporated to the evolutionary history approach.

In this paper, we identify areas of endemism for the flowering plants of Mexico to prioritize areas for conservation. The concept followed here for an area of endemism is that of a geographic region that includes the distributions of two or more monophyletic taxa with phylogenetic and distributional congruence (Harold & Mooi, 1994). Areas of endemism have several attributes: they have a single history, they are smaller than the entire study area, they do not overlap with other areas of endemism, they host at least two taxa with ranges restricted to the area and they are maximally congruent (Linder, 2001; Szumik et al., 2004; Ebach et al., 2008).

Thus, to categorize areas for preservation we follow an approach that combines biodiversity, weighted endemism and evolutionary history. Lineages of Mexican angiosperms, families, genera or formal and informal groups within genera that have been previously recognized as monophyletic were selected to represent evolutionary history in equivalent spatial units.

As a megadiverse country, Mexico houses 4 to 8% of the flora of the world and there is concern because several factors are impeding its conservation. The greatest threats to the flora of Mexico are intensification of habitat loss, the adverse effects of climate change and the overexploitation of the majority of habitats (Dávila et al., 2011).

Angiosperms were chosen because they are one of the most diverse groups of organisms in Mexico. Their diversity has been estimated at 24,500-29,000 species

(Villaseñor, 2003; Espejo-Serna et al., 2004) and more than 50% are endemic to the country (Rzedowski, 1993). Furthermore, the genera distributed in Mexico have been documented (Villaseñor, 2004), and the floristic knowledge of the country has been recently summarized (Anonymous, 2009). The groups of angiosperms distributed in the area known as Mega-Mexico were used in this study. This biogeographic province was proposed by Rzedowski (1993) and includes, in addition to Mexico's current territory, the areas of the Sonoran Desert, the Chihuahuan Desert and the Tamaulipan scrub that lie in the United States of America, as well as those portions of Central America as far south as northern Nicaragua.

The families with the largest number of endemic Mexican genera are Cactaceae and Asteraceae (Turner, 1996-2010; Guzmán et al., 2003; Hernández & Gómez-Hinostrosa, 2011a,b). Setchellanthaceae, a monotypic family, only grows in Mexico (Iltis, 1999). In the monocots, a clade of geophyte genera in the Asparagaceae, the *Milla* clade, grows in Mega-Mexico (Gándara et al., 2009) and a group in the Crassulaceae, the *Acre* clade includes several genera exclusive to Mexico (Acevedo-Rosas et al., 2004; Carrillo-Reyes et al., 2010). Three related genera, *Morkilia, Sericodes* and *Viscainoa* in the Zygophyllaceae (Sheahan & Chase, 2006), and two genera in the Anacardiaceae, *Bonetiella* and *Pseudosmodingium* (Aguilar-Ortigoza et al., 2004) are found in this biogeographic province. In the Acanthaceae, nine genera and a clade within *Ruellia* are endemic to Mexico (Daniel, 1993; Tripp, 2010). In addition, among the more remarkable endemic groups of Mexico are clades of *Bursera* (Rzedowski et al., 2005; De-Nova et al., 2012), *Agave* and groups nested within this genus such as *Manfreda*, *Polianthes* and *Prochnyanthes* (García-Mendoza, 1995; Rocha et al., 2006, Good-Avila et al., 2006), the section *Physodium* in *Melochia* (Dorr & Barret, 1989), a clade in the *Zea diploperennis* group (Poaceae) (Buckler & Holtsford, 1996), and a clade of *Yucca* within the *Sarcocarpa* group (Pellmyr et al., 2007). *Fouquieria* and *Leucophyllum* are arid land groups in Mega-Mexico (Henrickson & Flyr, 1985; Schultheis & Baldwin, 1999). Enigmatic genera like *Velascoa* (Crossosomataceae) (Sosa & Chase, 2003), *Chiangiodendron* (Achariaceae) (Sosa et al., 2005), *Enriquebeltrania* (Euphorbiaceae) (De-Nova et al., 2006), *Cerdia* (Caryophyllaceae) (Sosa et al., 2006), *Olmeca* (Bambusoideae, Poaceae) (Dávila-Aranda et al., 2004; Ruiz-Sanchez et al., 2011), *Peltophorum* (Leguminosae) (Sousa, 2005), the parasitic *Eremitilla* (Orobanchaceae) (Yatskievych & Contreras-Jiménez, 2009), *Echinopterys* (Malpighiaceae) (Davis et al., 2001), *Nowickea* (Phytolaccaceae) (Martínez & McDonald, 1989), and *Mexipedium* (Orchidaceae) (Albert & Chase, 1992) are endemic to Mexico, to mention just a few examples. We recorded 259 monophyletic angiosperm groups endemic to Mega-Mexico.

The objectives of this paper are: 1) to identify the areas of endemism of the angiosperms of Mexico, using monophyletic groups to prioritize areas for conservation, and 2) to detect species from these natural groups with a restricted distribution to highlight the threatened taxa.

MATERIALS AND METHODS

Taxa

Mexican angiosperm lineages, families, genera, and infrageneric groups with or without formal taxonomic status were compiled based on the literature (Rzedowski, 1993; Villaseñor, 2004; Anonymous, 2009). Distribution records were obtained from herbarium specimens in ANSM, ENCB, HCIB, IBUG, IEB, MEXU, MO, NY, TEX, UAMIZ, US and XAL, and by consulting the Mexican Biodiversity Database (REMIB) (www.conabio.org).

Study area

The study area includes the entire country of Mexico. Even though the distribution of some groups extends into the south of the United States of America and northern Central America in Mega-Mexico, only the localities within Mexico were used. A system of land quadrats based on one degree squares was used to define arbitrary area units, resulting in a set of 237 area units with records of endemic taxa. The occurrence of every specimen of each monophyletic group in each quadrat was recorded. The data matrix had a total of 9416 georeferenced records. Quadrats with no records were eliminated. Species restricted to a single quadrat were identified as microendemics.

Areas of endemism

First, the number of species was added up for each quadrat to estimate its diversity (unweighted species richness, Pearson & Juliano, 1993; Kershaw et al., 1995). Then, the weighted endemism index, a method that weights species inversely to their distribution areas was also calculated (Linder, 2001).

Microendemic species

The species with a restricted distribution, i.e., those only found in a single quadrat, were recorded and of these the taxa on the Mexican Red List (Anonymous, 2010) were identified.

RESULTS

Areas of endemism

The data matrix included the presence/absence data for 878 species belonging to 259 monophyletic groups for 237 area units. The highest unweighted species richness values for each quadrat are shown in Table 1 and Fig. 1. The areas with the highest number of endemic species are in Tehuacán-Cuicatlán, in the eastern of the Balsas River Basin, in Tolantongo and Tepeapulco, Hidalgo and in the Sierra Gorda.

The weighted endemism values are listed in Table 1 and shown in Fig. 2. Eleven areas with the highest weighted endemism values (10.657-34.819) were identified: 1) A northeastern area of rossette scrub in Nuevo León and Coahuila (Ramos Arizpe, Aramberri, Galeana and Zaragoza); 2) an area of gypsum grasslands in San Luis Potosí, 3) the Sierra Gorda, Querétaro (extending to San Luis Potosí); 4) Tolantongo in Hidalgo, 4) the area of Tehuacán-Cuicatlán, Puebla and Oaxaca; 5) El Salto, Durango; 6) the Sierra de Quila in Jalisco; 7) the western area of the Balsas River Basin (Michoacán, Guerrero, Morelos, State of Mexico); 8) the Tehuantepec area,

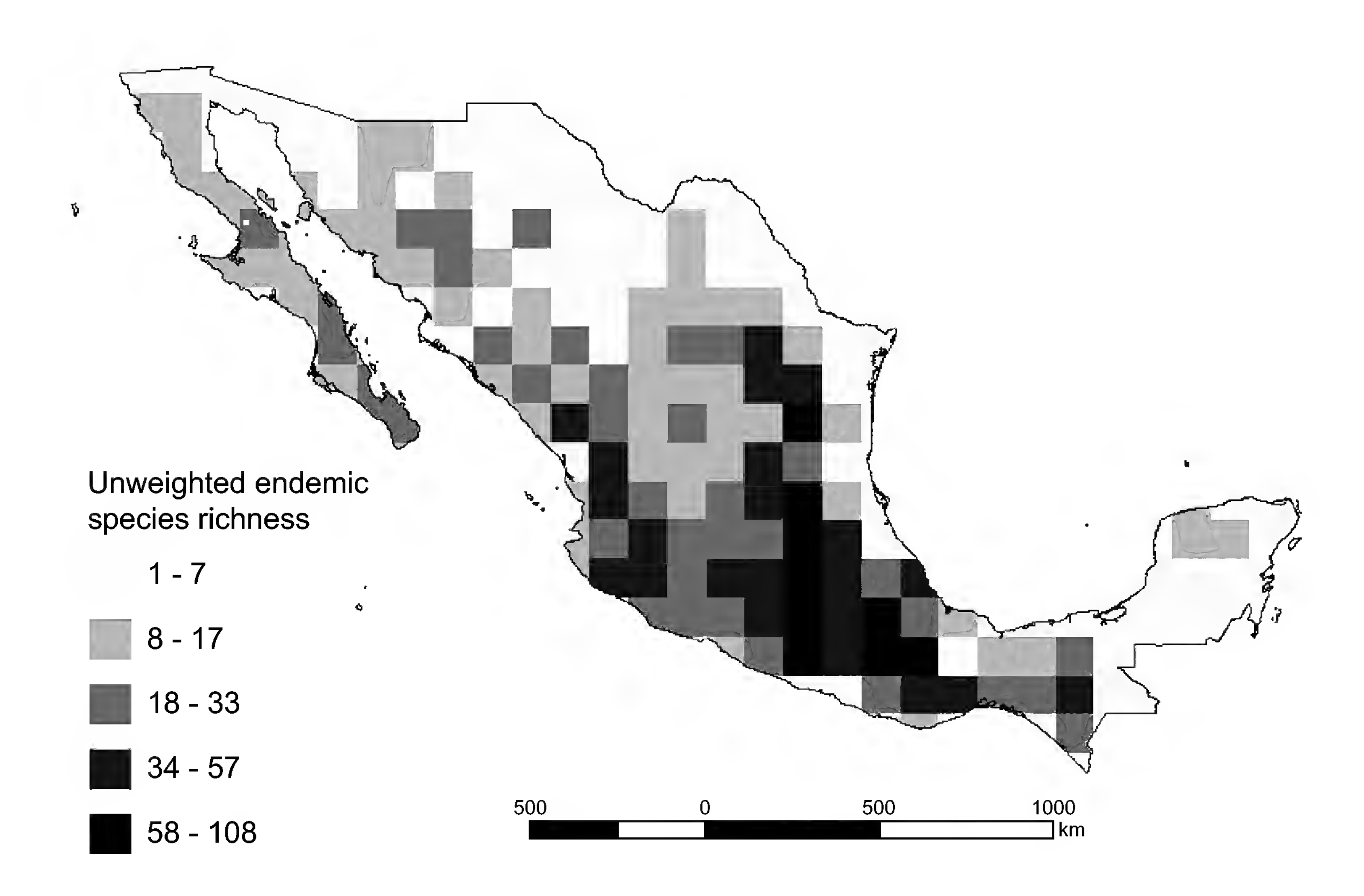


Fig. 1. Distribution map of the Mexican lineages of angiosperms (unweighted richness).

Table 1. Areas of endemism of the Mexican lineages of angiosperms with the highest species richness (number of species 23-108) and the highest indices of weighted endemism (6.61-34.81). Values for each land quadrat for every area of endemism are included.

Areas of endemism	Unweighted endemic species richness	Weighted endemism
Tehuacán-Cuicatlán	108	34.81888723
	94	30.53009253
Balsas River Basin	64	20.95559334
	66	19.20541089
Northeastern rosette scrub	61	18.9554685
Sierra Gorda	71	18.76557059
	64	16.97099585
Northeastern rosette scrub	53	16.89719931
Tolantongo	55	16.79210378
Balsas River Basin	74	16.68154352
Tehuacán-Cuicatlán	67	16.08813242
Balsas River Basin	47	15.86234919
	39	15.67449119
Sierra de Quila	57	14.40864616
Central Depression of Chiapas	39	15.67449119
Tehuantepec Region	50	14.27457894
Northeastern rosette scrub	39	13.88012541
El Triunfo	25	13.71388889
Northeastern rosette scrub	44	13.52460031
Balsas River Basin	52	12.92819513
El Salto	38	11.6864493
Gypsum grasslands	40	11.59780087
Sierra de Órganos	33	8.122629758
Baja California Sur	31	8.805300868
	24	7.578488054
	23	6.938598987
	23	6.618010751

Oaxaca; 9) the Central Depression of Chiapas; 10) El Triunfo, Chiapas. Among the areas with high weighted endemism indices is the southern area of Baja California and the Sierra de Órganos, Zacatecas (Fig. 2).

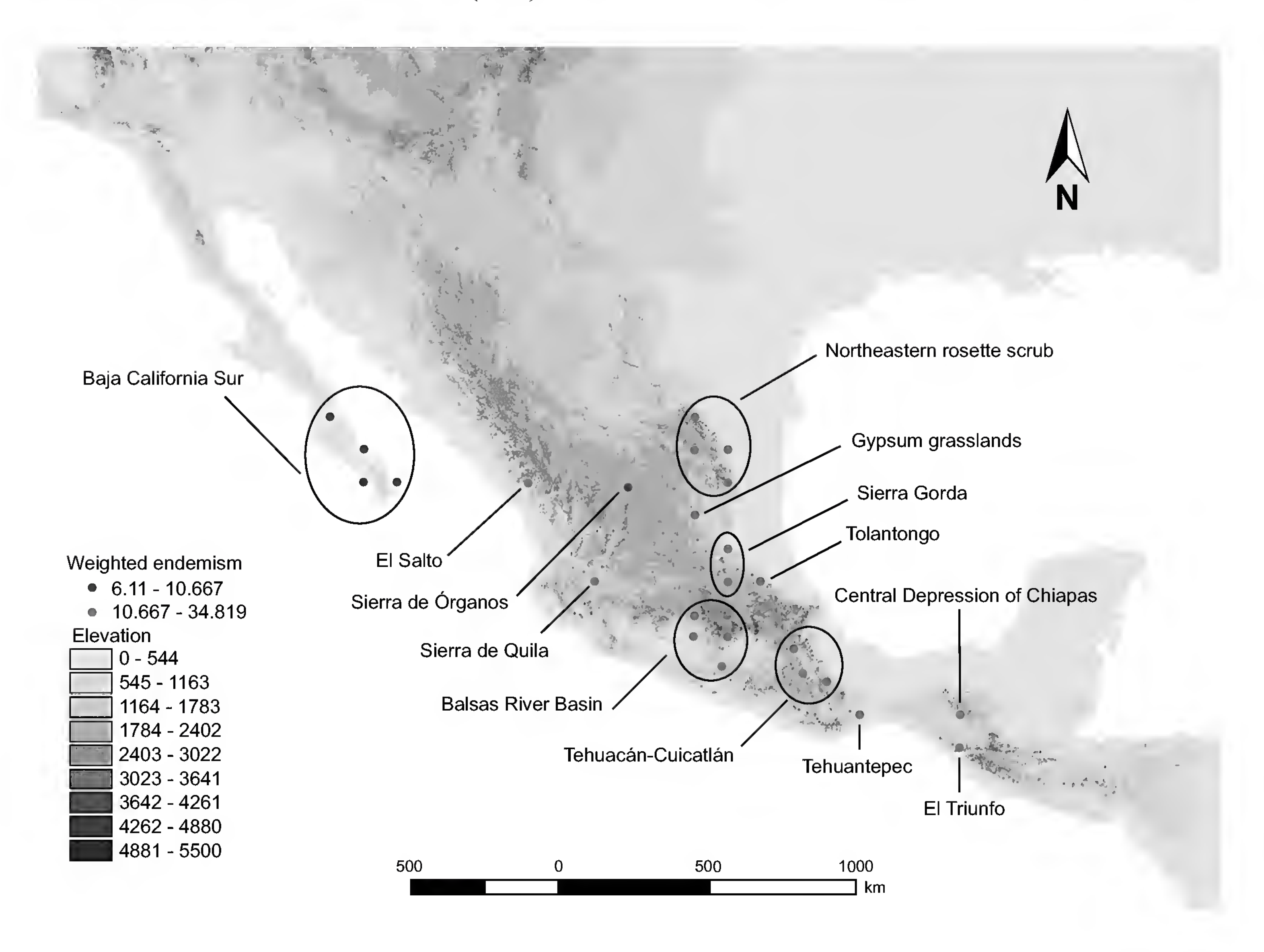


Fig. 2. Areas of endemism for the Mexican lineages of angiosperms (weighted endemism).

Microendemics

Appendix lists the 340 species whose distribution is restricted to a single quadrat, with their threatened status indicated when applicable.

DISCUSSION

Rzedowski (1993) pointed out that the distribution of areas with endemic species for the flora of Mexico does not coincide with the distribution of biodiversity. He indicated that the endemic taxa are concentrated in areas of dry climate and this conclusion was reached based on species richness alone, without taking the historical element into account. The latter has been included in this paper by identifying areas of endemism shared by at least two monophyletic groups. Our results indicate that majority of the areas: the northeastern rosette scrub, the gypsum grasslands,

the Sierra Gorda, the southern portion of the Chihuahuan Desert, the area of Tehuacán-Cuicatlán, the Sierra de Quila, the western area of the Balsas River Basin, the Tehuantepec area and the Central Depression of Chiapas, have a dry climate, corroborating Rzedowski's hypothesis. The endemic groups occur at low to middle elevations, in xeric vegetation. The only area with a tropical climate and a high weighted endemism index is El Triunfo in Chiapas, and El Salto in Durango has a temperate climate.

The Sierra Gorda was previously recognized as an area with significant endemism and it is included in the Mexican System of Natural Protected Areas, the SINAP (Arriaga-Cabrera et al., 2000). Additionally, the Tehuacán-Cuicatlán area is comprised of arid vegetation and is perhaps the most important biosphere reserve in Mexico (Arriaga-Cabrera et al., 2000). It is a floristic province, and an ecological island given the high number of endemics, estimated at 365 species (Méndez-Larios et al., 2004; Dávila et al., 2002).

The area of Metztitlán-Tolantongo was previously known for having high endemism and it was decreed as a biological reserve in 2000 (Hiriart-Valencia & González-Medrano, 1983; Arriaga-Cabrera et al., 2000). Furthermore, Sierra de Quila was earlier identified as a hotspot for conservation based on mammal distributional predictions as biodiversity surrogates (Sánchez-Cordero et al., 2005). In addition, the semiarid gypsum karstlands in north central Mexico characterized by a mosaic of shrubby communities and endemic gypsophile grasslands were formerly acknowledged as areas with elevated endemism and important to preserve (Henrickson & Johnston, 1986; Meyer et al., 1992; Huerta-Martínez & García-Moya, 2004).

The western area of the Balsas River Basin in Michoacán, Guerrero, Morelos and State of Mexico, is another region with high indices of endemism. Rodríguez-Jiménez et al. (2005) have identified 337 endemic species of vascular plants in this biogeographic province. Cañón del Zopilote and Infiernillo are two proposed areas for conservation in this province (Arriaga-Cabrera et al., 2000), yet they represent only a small area within the Balsas River Basin.

Several regions in Nuevo León harbor extremely large numbers of endemisms in the Cactaceae (Juárez et al., 2009), and a high concentration of narrowly distributed Asteraceae (González-Zamora et al., 2007; Alanís-Flores et al., 2011). Moreover, these regions coincided with one of the areas of high endemism identified in this study: the Northeastern rosette scrub.

Our results detected the Sierra La Laguna in Baja California Sur as a territory with high endemism. Plant diversity and endemism on the entire Baja California Peninsula have previously attracted attention (Riemann & Ezcurra, 2007).

The notable endemism in the Sierra La Laguna, Baja California, had also been pointed out (León de la Luz & Breceda, 2006) and resulted in the Sierra La Laguna reserve being decreed one of Mexico's biosphere reserves (Arriaga-Cabrera et al., 2000).

El Triunfo is a biosphere reserve with elevated endemism and richness, for which approximately 1000 species of vascular plants have been reported. The area includes several habitats such as cloud, oak and tropical forest (Martínez-Meléndez et al., 2008; Pérez-Farrera et al., 2012). It was decreed as a reserve because it is considered to be a Pleistocene refugium for several tropical species (Arriaga-Cabrerra et al., 2000). As well, the pine and oak forests in El Salto have provided suitable habitats for several gymnosperm relict species (Valenzuela-Núñez & Granados-Sánchez, 2009).

The Central Depression of Chiapas has been earlier identified as an area with seasonally dry tropical forests and tropical oak forests where approximately 3.4% of the total number of vascular plant species in Mexico are distributed (Reyes-García & Sousa, 1997). Furthermore, among the habitats of Tehuantepec, the tropical dry forests harbor the largest diversity including several taxa of endemic angiosperm (Acosta et al., 2003; Pérez-García et al., 2010).

It is noteworthy that the majority of the areas with the highest endemism indices, such as El Salto (Durango), the Central Depression of Chiapas, Tehuantepec, (Oaxaca), and Tolantongo in the southern area of the Chihuahuan Desert are not protected under the SINAP scheme (Arriaga-Cabrera et al., 2000).

Microendemic species

It is crucial to take the rarity of species into account when setting conservation priorities (Mooers & Redding, 2009). It has been mentioned that in areas of endemism the species with restricted distributions are usually on the red lists (e.g., Argentina, Szumik et al., in press). The same happens in Mexico where we found that a large number of the species whose distribution is restricted to a single quadrat in our study area are included on the Mexican List of Threatened Species (Anonymous, 2010).

Most of the species on this list with a limited distribution are cacti. More than 900 species of Cactaceae are present throughout Mexico (Ortega-Baes & Godínez-Álvarez, 2006). This is one of the groups that are most used as ornamental plants and so have been continuously extracted from their habitats, with the result that they are now the most threatened group in Mexico (Gómez-Hinostrosa & Hernández, 2000; Hernández & Gómez-Hinostrosa, 2011a,b).

CONCLUSIONS

Future research should examine the probable causes of diversification for the angiosperm lineages in the areas of endemism in Mega-Mexico. For other areas with high degrees of endemism, such as the Andes, isolation caused diversification, similar in many respects to the floras of remote oceanic islands (Särkinem et al., in press) or along elevational gradients (Kessler, 2000). Climate was the factor that promoted speciation in Australia's areas of endemism (Ladiges et al., 2011), while tectonic stability in central and southern China influenced the permanence of areas of plant endemism (López-Pujol et al., 2011). In Sub-Saharan Africa, elevation range and low seasonality were core environmental predictors for centers of endemism (Jetz et al., 2004). Diversification in hotspots of biodiversity and endemism in Brazil were attributed to the effect of fire on vegetation (Simon et al., 2009), while serpentine soils and a benign climate favored endemism in California (Anacker & Harrison, in press).

Our results suggest that various causes promoted the diversification of several groups of plants in the areas of endemism, and a dry climate together with isolation are probably the most remarkable. Nine areas of endemism have a dry climate. Furthermore, the Central Depression of Chiapas and the Balsas River Basin are two areas that remained isolated, bordered by mountain ranges. In contrast, El Triunfo in Chiapas probably acted as a refugium for angiosperm lineages that remained there throughout the Pleistocene. Gypsum soils probably favored endemism in the northeastern rosette scrub and the grasslands of San Luis Potosí. However investigation is needed to corroborate these hypotheses.

It should be emphasized that hotspots do not necessarily coincide with species richness, the degree of threat or areas of endemism (Orme et al., 2005). The areas of endemism identified in our study do not coincide with the areas with elevated diversity of the flora of Mexico, as Rzedowski (1993) pointed out, and some of the areas of endemism in the Chihuahuan Desert, Balsas River Basin and the southern area of Oaxaca are not sufficiently protected.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to Patricia Dávila and Jorge Meave del Castillo for their useful comments that improved the manuscript. We are grateful to Manuel Cuéllar and Ismael G. Valdivieso for their help designing the database, and to Rosario Landgrave for her invaluable help producing the maps, as well as to Manuel Cuéllar

and Diego Angulo. Jerzy Rzedowski provided important information on the endemism of the Mexican flora; Carolina Calviño provided information on Apiaceae (*Eryngium*), Etelvina Gándara on Asparagaceae (*Milla* clade) and Scrophulariaceae (*Leucophyllum*); John Bain, Jose Panero, Edward Schilling and José Luis Villaseñor on Asteraceae; Salvador Arias and Héctor Hernández on Cactaceae; Mark Simmonds on Celastraceae; Pablo Carrillo Reyes and Raúl Acevedo-Rosas on Crassulaceae; Rafael Lira on Cucurbitaceae; Eduardo Estrada, Lourdes Rico and Jenny Sotuyo on Fabaceae; Susana Valencia on Fagaceae; Paul Peterson, María Elena Siqueiros and J. Travis Columbus on Poaceae; Rafael Fernández Nava on Rhamnaceae and Lynn Boss and Aarón Rodríguez on Solanaceae.

LITERATURE CITED

Acevedo-Rosas, R., K. Cameron, V. Sosa & S. Pell. 2004. A molecular phylogenetic study of *Graptopetalum* (Crassulaceae) based on ETS, ITS, *rpl16* and *trnL-F* nucleotide sequences. Am. J. Bot. 91: 1099-1104.

Acosta, S., A. Flores, A. Saynes, R. Aguilar & G. Manzanero. 2003. Vegetación y flora de una zona semiárida de la cuenca alta del río Tehuantepec, Oaxaca, México. Polibotánica 16: 125-152.

Aguilar-Ortigoza, C., V. Sosa & G. Angeles. 2004. Phylogenetic relationships of three genera in Anacardiaceae: *Bonetiella, Pseudosmodingium* and *Smodingium*. Brittonia 56: 169-184.

Alanís-Flores, G. J., M. A. Alvarado-Vázquez, L. Ramírez-Freire, R. Foroughbakhch-Pornavab & C. G. Velazco-Macías. 2011. Flora endémica de Nuevo León, México y estados colindantes. J. Bot. Res. Inst. Texas 5: 275-298.

Albert, V. A. & M. W. Chase. 1992. *Mexipedium*: a new genus of slipper orchid (Cypripeioideae: Orchidaceae). Lindleyana 7: 172-176.

Anacker, B. L. & S. P. Harrison (in press). Climate and the evolution of serpentine endemism in California. Evol. Ecol. doi 10.1007/s10682-011-9532-4.

Anonymous. 2009. Catálogo taxonómico de especies de México. Vol. 1. Capital Natural de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., Mexico.

Anonymous. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010. Protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. México, D.F., Mexico.

Arriaga-Cabrera, L., J. M. Espinoza-Rodríguez, C. Aguilar-Zúñiga, E. Martínez-Romero, L. Gómez-Mendoza & E. Loa-Loza. 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., Mexico. pp. 1-609.

Buckler, E. & T. P. Holtsford. 1996. *Zea* systematics: ribosomal ITS evidence. Mol. Biol. Evol. 13: 612-622.

Cadotte, M. W. & T. J. Davies. 2010. Rarest of the rare: advances in combining evolutionary distinctiveness and scarcity to inform conservation at biogeographical scales. Divers. Distrib. 16: 376-385.

Carrillo-Reyes, P., V. Sosa & M. E. Mort. 2010. Molecular phylogeny of the *Acre* clade (Crassulaceae): dealing with the lack of definitions for *Echeveria* and *Sedum*. Mol. Phylogenet. Evol. 53: 267-276.

Collen, B., S. T. Turvey, C. Waterman, H. M. R. Meredith, T. S. Kuhn, J. E. M. Baillie & N. J. B. Isaac. 2011. Investing in evolutionary history: implementing a phylogenetic approach for mammal conservation. Philos. Trans. R. Soc. Lond. Biol. Sci. 366: 2611-2622.

Crain, B. J., J. W. White & S. J. Steinberg. 2011. Geographic discrepancies between global and local rarity richness patterns and the implications for conservation. Biodivers. Conserv. 20: 3489-3500.

Daniel, T. F. 1993. Mexican Acanthaceae: diversity and distribution. In: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot & J. Fa (eds.). Biological diversity of Mexico: origins and distribution. Oxford University Press. Oxford, UK. pp. 541-558.

Dávila-Aranda, P., R. Lira & J. Valdés-Reyna. 2004. Endemic grasses of Mexico: a phytogeographic approach. Biodivers. Conserv. 13: 1101-1121.

Dávila, P., M. D. Arizmendi, A. Valiente-Banuet, J. L. Villaseñor, A. Casas & R. Lira. 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. Biodivers. Conserv. 11: 421-442.

Dávila, P., H. Benítez, Y. Barrios, A. Cruz-Angón & N. Alvarez-Girard. 2011. Definition and insertion of the GSPC in the political context of Mexico. Bot. J. Linn. Soc. 166: 326-330.

Davis, C. C., W. R. Anderson & M. J. Donoghue. 2001. Phylogeny of Malpighiaceae from chloroplast *ndhF* and *trnL-F* nucleotide sequences. Am. J. Bot. 88: 1830-1846.

De-Nova, A., V. Sosa & K. J. Wurdack. 2006. Phylogenetic relationships and description of a new species in *Enriquebeltrania* (Euphorbiaceae s.s.): an enigmatic genus endemic to Mexico. Syst. Bot. 31: 533-546.

De-Nova, J. A., R. Medina, J. C. Montero, A. Weeks, J. A. Rosell, M. E. Olson, L. E. Eguiarte & S. Magallón. 2012. Insights into the historical construction of species-rich Mesoamerican seasonally dry tropical forests: the diversification of *Bursera* (Burseraceae, Sapindales). New Phytol. 193: 276-276.

Devictor, V., D. Mouillot, C. Meynard, F. Jiguet, W. Thuiller & N. Mouquet. 2010. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. Ecol. Lett. 13: 1030-1040.

Dorr, L. J. & L. C. Barret. 1989. A revision of *Melochia* section *Physodium* (Sterculiaceae) from Mexico. Brittonia 41: 404-423.

Ebach, M. C., J. J. Morrone, L. R. Parenti & A. L. Viloria. 2008. International Code of Area Nomenclature. J. Biogeogr. 35: 1153-1157.

Espejo-Serna, A., A. R. López-Ferrari & I. Salgado. 2004. A current estimate of angiosperm diversity in Mexico. Taxon 53: 127-130.

Forest, F., R. Grenyer, M. Rouget, T. J. Davies, R. M. Cowling, D. P. Faith, A. Balmford, J. C. Manning, S. Proches, M. van der Bank, G. Reeves, T. A. J. Henderson & V. Savolainen. 2007. Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. Nature 445: 757-760.

Gándara, E., V. Sosa & J. L. León de la Luz. 2009. Morphological and molecular delimitation of *Behria* and *Bessera* two genera of the *Milla* complex (Themidaceae). Bol. Soc. Bot. Méx. 85: 113-124.

García-Mendoza, A. 1995. Riqueza y endemismo de la familia Agavaceae en México. In: Linares, E., P. Dávila, F. Chiang, R. Bye & T. Elias (eds.). Conservación de plantas en peligro de extinción: diferentes enfoques. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., Mexico. pp. 51-75.

Gómez-Hinostrosa, C. & H. M. Hernández. 2000. Diversity, geographical distribution, and conservation of Cactaceae in the Mier y Noriega region, Mexico. Biodivers. Conserv. 9: 403-418.

González-Zamora, A., I. Luna-Vega, J. L. Villaseñor & C. A. Ruiz-Jiménez. 2007. Distributional patterns and conservation of species of Asteraceae endemic to eastern Mexico. Syst. Biodivers. 5: 135-144.

Good-Avila, S. V., V. Souza, B. S. Gaut & L. E. Eguiarte. 2006. Timing and rate of speciation in *Agave* (Agavaceae). Proc. Natl. Acad. Sci. 103: 9124-9129.

Guzmán, U., S. Arias & P. Dávila. 2003. Catálogo de cactáceas mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México-Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad. México, D.F., Mexico. pp 234.

Harold, A. S. & R. D. Mooi. 1994. Areas of endemism: definition and recognition criteria. Syst. Biol. 43: 261-266.

Henrickson, J. & L. D. Flyr. 1985. Systematics of *Leucophyllum* and *Eremogeton* (Scrophulariaceae). Sida 11: 107-172.

Henrickson, J. & M. C. Johnston. 1986. Vegetation and community types of the Chihuahuan Desert . In: Barlow, J. C. (ed.). Chihuahuan Desert-U.S. and Mexico, II. Alpine, Texas: Sul Ross State University, USA. pp. 20-39.

Hernández, H. M. & C. Gómez-Hinostrosa. 2011a. Areas of endemism of Cactaceae and the effectiveness of the protected area network in the Chihuahuan Desert. Oryx 45: 191-200.

Hernández, H. M. & C. Gómez-Hinostrosa. 2011b. Mapping the cacti of Mexico. DH Books. Milborne Port, UK. 128 pp.

Hiriart-Valencia, P. & F. González-Medrano. 1983. Vegetación y fitogeografía de la barranca de Tolantongo, Hidalgo, México. An. Inst. Biol. Univ. Nac. Méx. Ser. Bot. 54: 29-96.

Huerta-Martínez, F. & E. García-Moya. 2004. Diversidad de especies perennes y su relación con el ambiente en un área semiárida del centro de México: implicaciones para la conservación. Interciencia 29: 435-441.

Iltis, H. H. 1999. Setchellanthaceae (Capparales), a new family for a relictual, glucosinolate-producing endemic of the Mexican deserts. Taxon 48: 257-275.

Jetz, W., C. Rahbek & R. K. Colwell. 2004. The coincidence of rarity and richness and the potential signature of history in centres of endemism. Ecol. Lett. 7: 1180-1191.

Juárez, H. S. D., R. Contreras-Medina & I. Luna-Vega. 2009. Biogeographic analysis of endemic cacti of the Sierra Madre Oriental, Mexico. Biol. J. Linn. Soc. 97: 373-389.

Kershaw, M., G. M. Mace & P. H. Williams. 1995. Threatened status, rarity, and diversity as alternative selection measures for protected areas: a test using Afrotropical antelopes. Conserv. Biol. 9: 324-334.
Kessler, M. 2000. Elevational gradients in species richness and endemism of selected plant groups in the central Bolivian Andes. Plant Ecol. 149: 181-193.
Ladiges, P., C. Parra-O, A. Gibbs, F. Udovicic, G. Nelson & M. Bayly. 2011. Historical biogeographical patterns in continental Australia: congruence among areas of endemism of two major clades of eucalypts. Cladistics 27: 29-41.
León de la Luz, J. L. & A. Breceda. 2006. Using endemic plant species to establish critical habitats in the Sierra de La Laguna Biosphere Reserve, Baja California Sur, Mexico. Biodivers. Conserv. 15: 1043-1055.
Linder, H. P. 2001. On areas of endemism, with an example from the African Restoniaceae. Syst. Biol. 50: 892-912.
López-Pujol, J., F. M. Zhang, H. Q. Sun, T. S. Ying & S. Ge. 2011. Centres of plant endemism in China: places for survival or for speciation? J. Biogeogr. 38: 1267-1280.
Martínez, J. & J. A. McDonald. 1989. *Nowickea* (Phytolaccaceae), a new genus with two species from Mexico. Brittonia 41: 399-403.
Martínez-Meléndez, J., M. A. Pérez-Farrera & O. Farrera-Sarmiento. 2008. Floristic inventory of Mt. El Cebu and adjacent zones in the El Triunfo Biosphere Reserve (Polygon V), Chiapas, Mexico. Bol. Soc. Bot. Méx. 82: 21-40.
Méndez-Larios, I., E. Ortiz & J. L. Villaseñor. 2004. Las Magnoliophyta endémicas de la porción xerofítica de la provincia florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. An. Inst. Biol. Univ. Nac. Méx. Ser. Bot. 75: 87-104.
Meyer, S. E., E. García-Moya & L. C. Lagunes-Espinoza. 1992. Topographic and soil surface effects on gypsophile plant community patterns in central Mexico. J. Veg. Sci. 3: 429-438.
Mittermeier, T. A., W. R. Turner, F. W. Larsen, T. M. Brooks & C. Gascon. 2011. Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots. In: Zachos, F. E. & J. C. Habel (eds.). Biodiversity hotspots: distribution and protection of conservation priority areas. Springer-Verlag. Berlin, Germany. pp. 3-14.
Mooers, A. O. & D. W. Redding. 2009. Where the rare species are. Mol. Ecol. 18: 3955-3957.
Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca & J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature 403: 853-858.
Orme, C. D. L., R. G. Davies, M. Burgess, F. Eigenbrod, N. Pickup, V. A. Olson, A. J. Webster, T-S Ding, P. C. Rasmussen, R. S. Ridgely, A. J. Stattersfield, P. M. Bennett, T. M. Blackburn, K. J. Gaston & I. P. F. Owens. 2005. Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. Nature 436: 1016-1019.
Ortega-Baes, P. & H. Godínez-Álvarez. 2006. Global diversity and conservation priorities in the Cactaceae. Biodivers. Conserv. 15: 817-827.
Pearson, D. L. & S. A. Juliano. 1993. Evidence for the influence of historical processes in co-occurrence and diversity of tiger beetle species. In: Rickleffs, R. E. & D. Schluter (eds). Species diversity in ecological communities: historical and biogeographical perspectives. University of Chicago Press. Chicago, USA. pp. 194-202.
Pellmyr, O., K. A. Segraves, D. M. Althoff, M. Balcázar-Lara & J. Leebens-Mack. 2007. The phylogeny of yuccas. Mol. Phylogenet. Evol. 43: 493-501.

Pérez-Farrera, M. A., R. Martínez-Camilo, N. Martínez-Meléndez, O. Farrera-Sarmiento & S. M. Villalobos-Méndez. 2012. Listado florístico del Cerro Quetzal (Polígono III) de la Reserva de la Biósfera El Triunfo, Chiapas, México. Bot. Sci. 80: 1-30.

Pérez-García, E. A., J. A. Meave, J. L. Villaseñor, J. A. Gallardo-Cruz & E. E. Lebrija-Trejos. 2010. Vegetation heterogeneity and life-strategy diversity in the flora of the heterogeneous landscape of Nizanda, Oaxaca, Mexico. Folia Geobot. 45: 143-161.

Pio, D. V, O. Broennimann, T. G. Barraclough, G. Reeves, A. G. Rebelo, W. Thuiller, A. Guisan & N. Salamin. 2011. Spatial predictions of phylogenetic diversity in conservation decision making. Conserv. Biol. 25: 1129-1239.

Reyes-García, A. & M. Sousa. 1997. Depresión Central de Chiapas La Selva Baja Caducifolia. Listados Florísticos de México 17: 1-46.

Riemann, H. & E. Ezcurra. 2007. Endemic regions of the vascular flora of the peninsula of Baja California, Mexico. J. Veg. Sci. 18: 327-336.

Rocha, M., S. V. Good-Avila, F. Molina-Freaner, H. Arita, A. Castillo, A. García-Mendoza, A. Silva-Montellano, B. Gaut, V. Souza & L. E. Eguiarte. 2006. Pollination biology and adaptive radiation of Agavaceae, with special emphasis in the genus *Agave*. Aliso 22: 329-344.

Rodríguez-Jiménez, C., R. Fernández-Nava, M. L. Arreguín-Sánchez & A. Rodríguez-Jiménez. 2005. Plantas vasculares de la cuenca del Río Balsas, México. Polibotánica 20: 73-99.

Rosauer, D., S. W. Laffan, M. D. Crisp, S. C. Donnellan & L. G. Cook. 2009. Phylogenetic endemism: a new approach for identifying geographical concentrations of evolutionary history. Mol. Ecol. 18: 4061-4072.

Ruiz-Sanchez, E., V. Sosa & M. T. Mejía-Saules. 2011. Molecular phylogenetics of the Mesoamerican bamboo *Olmeca* (Poaceae: Bambusoideae): implications for taxonomy. Taxon 60: 89-98.

Rzedowski, J. 1993. Diversity and origins of the phanerogamic flora of Mexico. In: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot & J. Fa (eds.). Biological diversity of Mexico: origins and distribution. Oxford University Press. Oxford, UK. pp. 129-148.

Rzedowski, J., R. Medina-Lemos & G. C. Rzedowski. 2005. Inventario del conocimiento taxonómico, así como de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (Burseraceae). Acta Bot. Mex. 70: 85-111.

Sánchez-Cordero V., V. Cirelli, M. Munguía & S. Sarkar. 2005. Place prioritization for biodiversity representation using species ecological niche modeling. Biod. Info. 2: 11-23.

Särkinem, R., R. T. Pennington, M. Lavin, M. F. Simon & C. E. Hughes. (in press). Evolutionary islands in the Andes: persistence and isolation explain high endemism in Andean dry tropical forests. J. Biogeogr. doi 10.1111/j.1365-2699.2011.02644.x

Schultheis, L. M. & B. G. Baldwin. 1999. Molecular phylogenetics of Fouquieriaceae: evidence from nuclear rDNA ITS studies. Am. J. Bot. 86: 578-589.

Sheahan, M. C. & M. W. Chase. 2006. Phylogenetic relationships within Zygophyllaceae based on DNA sequences of three plastid regions with special emphasis on Zygophylloideae. Syst. Bot. 25: 371-384.

Simon, M. F., R. Grether, L. P. de Queiroz, C. Skema, T. Pennington & C. E. Hughes. 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. Proceed. Natl. Acad. Sci. 106: 20359-20364.

Sosa, V., H. Ochoterena & M. Escamilla. 2006. A revision of *Cerdia* (Caryophyllaceae). Bot. J. Linn. Soc. 152: 1-13.

Sosa, V. & M. W. Chase. 2003. Phylogenetics of Crossosomataceae based on *rbcL* sequence data. Syst. Bot. 28: 96-105.

Sosa, V., M. W. Chase & C. Bárcenas. 2005. *Chiangiodendron* (Achariaceae): an example of the Laurasian flora of tropical forests of Central America. Taxon 56: 519-524.

Sousa, M. 2005. *Heteroflorum*: un nuevo género del grupo *Peltophorum* (Leguminosae, Caesalpinieae), endémico para México. Novon 15: 213-218.

Szumik, C. A., F. Cuezzo, P. A. Goloboff & A. E. Chalup. 2004. Areas of endemism: an improved optimality criterion. Syst. Biol. 53: 968-977.

Szumik, C., L. Aagesen, D. Casagranda, V. Arzamendia, D. Baldo, L. E. Claps, F. Cuezzo, J. M. Díaz-Gómez, A. Di-Giuacomo, A. Giraudo, P. Goloboff, C. Gramajo, C. Kopuchian, S. Dretzschmar, M. Lizarralde, A. Molina, M. Mollerach, F. Navarro, S. Nomdedeu, A. Panizza, V. V. Pereyra, M. Sandoval, G. Scrocchi & F. O. Zuloaga. (in press). Detecting areas of endemism with a taxonomically diverse data set: plants, mammals, reptiles, amphibians, birds, and insects from Argentina. Cladistics. doi 10.1111/j.1096-0031.2011.00385.x

Tripp, E. A. 2010. Taxonomic revision of *Ruellia* section *Chiropterophila* (Acanthaceae): a lineage of rare and endemic species from Mexico. Syst. Bot. 35: 629-661.

Turner, B. L. 1996-2010. The Comps of Mexico. A systematic account of the family Asteraceae. Phytol. Memoirs. Vols. 1-10.

Valenzuela-Núñez, L. M. & D. Granados-Sánchez. 2009. Caracterización fisionómica y ordenación de la vegetación en el área de influencia de El Salto, Durango, México. Rev. Chapingo Ser. Ciencias Forestales y del Ambiente 15: 29-42.

Vane-Wright, R. I., C. J. Humphries & P. H. Williams. 1991. What to protect-systematics and the agony of choice. Biol. Conserv. 55: 235-254.

Villaseñor, J. L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. Interciencia 28: 160-167.

Villaseñor, J. L. 2004. Los géneros de plantas vasculares de la flora de México. Bol. Soc. Bot. Méx. 75: 105-135.

Yatskievych, G. & J. L. Contreras-Jiménez. 2009. A new genus of holoparasitic Orobanchaceae from Mexico. Novon 19: 266-276.

Recibido en abril de 2012.

Aceptado en junio de 2012.

APPENDIX

Microendemic species of the Mexican lineages of angiosperms. These are restricted to a single quadrat. Species that are on the Mexican Red List (Anonymous, 2010) are indicated with the following designations in parentheses: A = threatened, P = endangered, Pr = under special protection.

Acanthaceae
Gypsacanthus nelsonii E.J. Lott, V. Jaram. & Rzed.
Holographis anisophylla T.F. Daniel
Holographis argyrea (Leonard) T.F. Daniel **(Pr)**
Holographis caput-medusae T.F. Daniel
Holographis hintonii (Leonard) T.F. Daniel
Holographis pallida Leonard & Gentry
Holographis tamaulipica T.F. Daniel
Holographis tolantongensis T.F. Daniel
Ixtlania acicularis M.E. Jones
Mexacanthus mcvaughii T.F. Daniel
Mirandea andradenia T.F. Daniel
Mirandea huastecensis T.F. Daniel
Mirandea hyssopus (Nees) T.F. Daniel
Ruellia conzattii Standl.
Ruellia guerrerensis T.F. Daniel
Ruellia laslobasensis E.A. Tripp
Ruellia sarukhaniana Ramamoorthy
Ruellia sororia Standl.

Achariaceae
Chiangiodendron mexicanum T. Wendt

Achatocarpaceae
Phaulothamnus spinescens A. Gray

Amaryllidaceae
Sprekelia clintiae Traub

Anacardiaceae
Pseudosmodingium andrieuxii Engl.

Apiaceae
Eryngium humile Cav.
Eryngium mexicanum S. Watson

Apocynaceae
Thenardia gonoloboides Woodson

Asparagaceae
Beaucarnea purpusii Rose
Beschorneria tubiflora Kunth **(Pr)**
Dasylirion inerme S. Watson
Hemiphylacus mahindae L. Hern.
Hemiphylacus novogalicianus L. Hern.
Jaimehintonia gypsophila B.L. Turner
Milla magnifica H.E. Moore
Milla rosea H.E. Moore
Nolina humilis S. Watson
Nolina lindheimeriana S. Watson
Nolina pliabilis (Baker) Lundell
Nolina pumila Rose
Yucca baccata Torr.
Yucca capensis L.W. Lenz

Asteraceae
Ageratum albidum (DC.) Hemsl.
Ageratum conyzoides L.
Ageratum maritimum Kunth
Ageratum microcephalum Hemsl.
Ageratum munaense R.M. King & H. Rob.
Ageratum paleaceum (Gay ex DC.) Hemsl.
Ageratum tomentosum (Benth.) Hemsl.
Alomia hintonii R.M. King & H. Rob.
Alvordia angusta S.F. Blake
Amauria carterae A.M. Powell
Arnicastrum glandulosum Greenm.
Axiniphyllum pinnatisectum (Paul G. Wilson) B.L. Turner
Axiniphyllum sagittalobum B.L. Turner
Axiniphyllum tomentosum Benth.
Baeriopsis guadalupensis J.T. Howell
Bahiopsis carterae (E.E. Schill.) E.E. Schill. & Panero
Bahiopsis chenopodina (Greene) E.E. Schill. & Panero
Bahiopsis laciniata (A. Gray) E.E. Schill. & Panero

Appendix. Continuation.

Bahiopsis lanata Kellogg
Bahiopsis tomentosa (A. Gray) E.E. Schill. & Panero
Brickellia adenolepis (B.L. Rob.) Shinners
Brickellia adontophylla A. Gray
Brickellia amblyoleopsis (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob.
Brickellia aramberrana B.L. Turner
Brickellia cardiophylla B.L. Rob.
Brickellia coahuilensis (A. Gray) Harc. & Beaman
Brickellia floribunda A. Gray
Brickellia frutescens A. Gray
Brickellia glabrata (Rose) B.L. Rob.
Brickellia glutinosa A. Gray
Brickellia hastata Benth.
Brickellia hebercarpa (DC.) A. Gray
Brickellia kellermanii Greenm.
Brickellia pedunculosa (DC.) Harc. & Beaman
Brickellia peninsularis Brandegee
Brickellia rusbyi A. Gray
Brickellia simplex A. Gray
Brickellia urolepis S.F. Blake
Brickellia vernicosa B.L. Rob.
Brickellia wislizeni A. Gray
Calanticaria brevifolia (Greenm.) E.E. Schill. & Panero
Conoclinium mayfieldii T.F. Patterson
Correllia montana A.M. Powell
Eryngiophyllum pinnatisectum Paul G. Wilson
Eryngiophyllum rosei Greenm.
Eupatoriastrum triangulare (DC.) B.L. Rob.
Faxonia pusilla Brandegee
Gonzalezia hypargyrea (Greenm.) E.E. Schill. & Panero
Gonzalezia rosei (Greenm.) E.E. Schill. & Panero
Gymnolaena serratifolia Rydb.
Gymnolomia scaposa Brandegee
Henricksonia mexicana B.L. Turner
Hofmeisteria gayleana B.L. Turner
Hybridella anthemidifolia (B.L. Rob. & Greenm.) Olsen
Hydropectis aquatica Rydb.
Jaliscoa goldmanii (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob.
Jaliscoa paleacea (Cronquist) R.M. King & H. Rob.
Jaliscoa pappifera S.F. Blake
Jefea gnaphalioides (A. Gray) Strother
Jefea pringlei (Greenm.) Strother
Lundellianthus breedlovei (B.L. Turner) Strother
Lundellianthus guatemalensis (Donn. Sm.) Strother
Lundellianthus salvinii (Hemsl.) Strother
Marshalljohnstonia gypsophila Henrickson
Mexerion sarmentosum (Klatt) G.L. Nesom
Nesomia chiapensis B.L. Turner
Otopappus acuminatus S. Watson
Otopappus pittieri (Greenm.) B.L. Turner
Paneroa stachyofolia (B.L. Rob.) E.E. Schill.
Perymenium ovalifolium (A. Gray) B.L. Turner
Philactis zinnioides Schrad.
Pittocaulon bombycophole (Bullock) H. Rob. & Brettell
Pleurocoronis gentryi (Wiggins) R.M. King & H. Rob.
Pleurocoronis pluriseta (A. Gray) R.M. King & H. Rob.
Psacaliopsis purpusii (Greenm. ex Brandegee) H. Rob. & Brettell
Psacalium brachycomum (S.F. Blake) H. Rob. & Brettell
Psacalium calvum (Brandegee) Pippen
Psacalium decompositum (A. Gray) H. Rob. & Brettell
Psacalium globosum (B.L. Rob. & Fernald) H. Rob. & Brettell
Psacalium hintonii (Pippen) H. Rob. & Brettell
Psacalium hintoniorum B.L. Turner
Psacalium pachyphyllum (Sch. Bip.) Rydb.
Psacalium paucicapitatum (B.L. Rob. & Greenm.) H. Rob. & Brettell
Psacalium peltigerum (B.L. Rob. & Seaton) Rydb.
Psacalium radulifolium (Kunth) H. Rob. & Brettell
Psacalium tussilaginoides (Kunth) H. Rob. & Brettell
Robinsonecio porphyresthes (T.M. Barkley) T.M. Barkley & Janovec
Squamopappus skutchii (S.F. Blake) R.K. Jansen, N.A. Harriman & Urbatsch
Sidneya tenuifolia (A. Gray) E.E. Schill. & Panero
Stenocarpha ritovegana B.L. Turner

Appendix. Continuation.

Stephanodoria tomentella Greene
Stevia chilapensis Soejima & Yahara
Stevia coahuilensis Soejima & Yahara
Stevia crassifolia Soejima & Yahara
Stevia ecatepecana Soejima, Yahara & K. Watan.
Stevia filodecaballoana Soejima, Yahara & K. Watan.
Stevia mascotensis Soejima & Yahara
Stevia mexicana Soejima, Yahara & K. Watan.
Stevia oaxacana Soejima & Yahara
Stevia oligophylla Soejima & Yahara
Stevia potosina Soejima, Yahara & K. Watan.
Stevia rotundifolia Soejima, Yahara & K. Watan.
Stevia scabrelloides Soejima & Yahara
Stevia viejoana Soejima, Yahara & K. Watan.
Steviopsis adenosperma (Sch. Bip.) B.L. Turner
Steviopsis amblyolepis (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob.
Steviopsis nesomii B.L. Turner
Steviopsis squamulosa (A. Gray) B.L. Turner
Steviopsis vigintiseta (DC.) R.M. King & H. Rob.
Stuessya apiculata (S.F. Blake) B.L. Turner & F.G. Davies
Stuessya perennans B.L. Turner & F.G. Davies
Tetrachyron chimalapanum B.L. Turner
Tetrachyron grayi (Klatt) Wussow & Urbatsch
Tetrachyron orizabensis (Klatt) Wussow & Urbatsch
Tuxtla pittieri (Greenm.) Villaseñor & Strother
Wamalchitamia appressipila (S.F. Blake) Strother
Wamalchitamia aurantiaca (Klatt) Strother
Wamalchitamia dionysi Strother
Zexmenia virgulta Klatt

Boraginaceae
Lasiarrhenum confundum B.L. Turner
Lashiarrhenum pinetorum I.M. Johnst.
Mimophytum omphalodoides Greenm.

Brassicaceae
Lexarzanthe mexicana (Iltis & Al-Shehbaz) Diego & Calderón
Raphanorhyncha crassa Rollins

Burseraceae
Beiselia mexicana Forman
Bursera rzedowskii C.A. Toledo

Cactaceae
Astrophytum asterias Lem. **(P)**
Aztekium hintonii (Glass & W.A. Fitz Maur.) **(Pr)**
Aztekium ritteri Boed. **(A)**
Cumarinia odorata (Boed.) Buxb. **(Pr)**
Geohintonia mexicana Glass & W.A. Fitz Maur. **(Pr)**
Leuchtenbergia principis Hook. **(A)**
Neobuxbaumia multiareolata (Daws.) Bravo, Scheinvar & Sánchez-Mej.
Obregonia denegrii Frič & A. Berger **(A)**
Pachycereus tepamo S. Gama-López & S. Arias
Pelecyphora aselliformis Ehrenb. **(Pr)**
Pelecyphora strobiliformis (Werderm.) Frič & Schelle ex Kreuz. **(A)**
Thelocactus hastifer (Werderm. & Boed.) F.M. Knuth **(A)**
Turbinicarpus alonsoi Glass & S. Arias
Turbinicarpus hoferi Lüthy & A.B. Lau **(A)**
Turbinicarpus lophophoroides (Werderm.) Buxb. & Backeb. **(Pr)**
Turbinicarpus pseudopectinatus (Backeb.) Glass & R.A. Foster **(Pr)**

Caryophyllaceae
Cerdia virescens Moc. & Sessé

Convolvulaceae
Ipomoea decemcornuta O'Donell

Crassulaceae
Cremnophila linguifolia (Lem.) Moran
Cremnophila nutans (Rose) Rose
Graptopetalum amethystinum E. Walther
Graptopetalum bartramii Rose
Pachyphytum amethystinum Rose
Pachyphytum brachetii J. Reyes, O. González & A. Gut.
Pachyphytum brevifolium Rose
Pachyphytum caesium Kimnach & Moran
Pachyphytum coeruleum J. Meyrán
Pachyphytum contrerasii Pérez-Calix, I. García & Cházaro
Pachyphytum fittkaui Moran

Appendix. Continuation.

Pachyphytum garciae Pérez-Calix & Glass
Pachyphytum hookeri A. Berger
Pachyphytum kimnachii Moran
Pachyphytum longifolium Rose
Pachyphytum machucae I. García, Glass & Cházaro
Pachyphytum oviferum J.A. Purpus
Pachyphytum rzedowskii I. García, Pérez-Calix & J. Meyrán
Pachyphytum saltense Brachet, J. Reyes & Mondragón
Pachyphytum werdermannii Poelln.
Thompsonella garcia-mendozae P. Carrillo & Pérez-Calix
Thompsonella mixtecana J. Reyes & L. López
Thompsonella spathulata Kimnach
Thompsonella xochipalensis M. Gual Diaz, S. Peralta & Pérez-Calix

Crossosomataceae
Velascoa recondita Calderón & Rzed.

Cucurbitaceae
Cucurbita fraterna L.H. Bailey
Cucurbita pedatifolia L.H. Bailey
Apatzingania arachoidea I.M. Johnston
Vaseyanthus brandegeei Rose

Cyperaceae
Cypringlea evadens (C.D. Adams) Reznicek & S. González

Euphorbiaceae
Euphorbia coalcomanensis (Croizat) V.W. Steinm. **(A)**
Euphorbia cyri V.W. Steinm. **(E)**
Euphorbia dressleri V.W. Steinm. **(E)**
Euphorbia finkii (Boiss.) V.W. Steinm. **(A)**
Euphorbia peritropoides (Millsp.) V.W. Steinm.
Euphorbia personata (Croizat) V.W. Steinm.
Euphorbia tehuacana (Brandegee) V.W. Steinm. **(A)**
Euphorbia tithymaloides L.

Fabaceae
Acaciella barrancana (Gentry) L. Rico
Acaciella goldmanii Britton & Rose
Acaciella igualensis Britton & Rose
Acaciella sotoi L. Rico
Calliandropsis nervosus (Britton & Rose) H.M. Hern. & P. Guinet
Dalea laniceps Barneby
Dalea parrasana Brandegee
Hesperothamnus ehrenbergii (Harms) Harms
Hesperothamnus littoralis (Brandegee) Brandegee
Hesperothamnus purpusii (Harms) Harms
Marina brevis León de la Luz
Marina capensis Barneby
Marina catalinae Barneby
Marina divaricata (Benth.) Barneby
Marina interstes Barneby
Marina oculata (Rydb.) Barneby
Mariosousa acatlensis (Benth.) Seigler & Ebinger

Fagaceae
Quercus clivicola Trel. & C.H. Mull.
Quercus radiata Trel.
Quercus tarahumara Spellenb., J.D. Bacon & Breedlove
Quercus verde C.H. Mull.

Fouquieriaceae
Fouquieria leonilae Miranda **(Pr)**
Fouquieria purpusii Brandegee **(P)**

Gentianaceae
Geniostemon atarjanus B.L. Turner
Geniostemon rotundifolius Rzed. & Calderón

Gesneriaceae
Achimenes candida Lindl.
Achimenes hintoniana Ramírez Roa & L.E. Skog
Achimenes nayaritensis L.E. Skog
Achimenes occidentalis C.V. Morton
Achimenes pedunculata Benth.
Smithiantha aurantiaca Wiehler

Iridaceae
Ainea conzattii (R.C. Foster) Ravenna **(A)**

Iteaceae
Pterostemon bravoanus J. Jiménez Ram. & M. Martínez

Appendix. Continuation.

Lamiaceae
Salvia canescens C.A. Mey.
Salvia dolichantha E. Peter
Salvia univerticillata Ramamoorthy ex Klitg.

Lauraceae
Mocinnodaphne cinnamomoidea Lorea-Hern.

Liliaceae
Hesperaloe tenuifolia G.D. Starr

Loasaceae
Schismocarpus matudae Steyerm.
Schismocarpus pachypus S.F. Blake

Malphighiaceae
Lasiocarpus multiflorus Nied.
Lasiocarpus ovalifolius Nied.

Malvaceae
Bastardiastrum tarasoides Fryxell
Bastardiastrum tricarpellatum (B.L. & Rob. & Greenm.) D.M. Bates
Periptera lobelioides Fryxell & S.D. Koch
Periptera trichostemon Bullock

Nyctaginaceae
Grajalesia fasciculata (Standl.) Miranda
Grajalesia ferruginea Miranda

Oleaceae
Hesperelaea palmeri A. Gray **(P)**

Onagraceae
Lopezia clavata Brandegee
Lopezia lopezioides (Hook. & Arn.) Plitmann, P.H. Raven & Breedlove
Lopezia ovata (Plitmann, P.H. Raven & Breedlove) Plitmann, P.H. Raven & Breedlove
Lopezia smithii Rose
Lopezia suffrutescens Munz
Megacorax gracielanus S. González & W.L. Wagner

Orchidaceae
Hagsatera rosilloi R. González
Mexipedium xerophyticum (Soto Arenas, Salazar & Hágsater) V.A. Albert & M.W. Chase **(P)**
Nezahualcoyotlia gracilis (L.O. Williams) R. González
Physogyne garayana R. González & Szlach.
Physogyne sparsiflora (C. Schweinf.) Garay
Svenkoeltzia luzmariana R. González
Svenkoeltzia pamelae Szlach., Rutk. & Mytnik

Orobanchaceae
Castilleja filiflora G.L. Nesom
Castilleja hidalgensis J.M. Egger
Castilleja macrostigma B.L. Rob.
Castilleja ornata Eastw.
Castilleja perelegans G.L. Nesom
Castilleja sphaerostigma Eastw.
Castilleja stipifolia G.L. Nesom
Castilleja tancitaroana G.L. Nesom
Eremitilla mexicana Yatsk. & J.L. Contr.
Lamourouxia brachyantha Greenm.
Lamourouxia macrantha M. Martens & Galeotti
Lamourouxia nelsonii B.L. Rob. & Greenm.

Phytolaccaceae
Nowickea glabra J. Martínez & J.A. McDonald
Nowickea xolocotzii J. Martínez & J.A. McDonald

Poaceae
Muhlenbergia brevis C.O. Goodd.
Muhlenbergia majalcensis P.M. Peterson
Olmeca clarkiae (Davidse & R.W. Pohl) Ruiz-Sanchez, Sosa & Mejía-Saules
Olmeca zapotecorum Ruiz-Sanchez, E., Sosa & Mejía Saules
Otatea glauca L.G. Clark & G. Cortés
Otatea ramirezii Ruiz-Sanchez
Otatea transvolcanica Ruiz-Sanchez & L.G. Clark
Otatea ximenae Ruiz-Sanchez & L.G. Clark

Rhamnaceae
Karwinskia calderonii Urb.
Karwinskia johnstonii R. Fernandez

Appendix. Continuation.

Rubiaceae
Carterella alexanderae (A.M. Carter) Terrell
Habroneuron radicans (Wernham) S.P. Darwin
Omiltemia parvifolia Borhidi & K.Velasco
Placocarpa mexicana Hook. f.
Stenotis gracilenta (I.M. Johnst.) Terrell
Stenotis peninsularis (Brandegee) Terrell
Stylosiphonia glabra Brandegee

Rutaceae
Ptelea baldwinii Torr. & A. Gray
Ptelea confinis Greene
Ptelea megacarpa Rose ex Greene
Ptelea obscura Greene
Ptelea obtusata Greene
Ptelea subintegra Greene

Sapindaceae
Balsas guerrerensis Cruz Durán & K. Vega

Scrophulariaceae
Leucophyllum alejandrae G.L. Nesom
Leucophyllum flyrii B.L. Turner
Leucophyllum hintoniorum G.L. Nesom
Leucophyllum langmaniae Flyr
Leucophyllum lanosum Flyr
Leucophyllum mojinense Henrickson & T. Van Devender
Leucophyllum ultramonticola Flyr
Leucophyllum virescens I.M. Johnst.

Solanaceae
Physalis heterophylla Nees
Physalis virginiana Mill.
Physalis walteri Nutt.
Solanum johnstonii Whalen
Solanum morelliforme Bitter & Münch
Solanum tribulosum S. Schauer
Tzeltalia amphitricha (Bitter) E. Estrada & M. Martínez
Tzeltalia calidaria (Standl. & Steyerm.) E. Estrada & M. Martínez

Zygophyllaceae
Morkillia acuminata Rose & Painter
Viscainoa pinnata Gentry



Acta Botanica Mexicana 100: 317-350 (2012)

PERSPECTIVA PALEOBOTÁNICA Y GEOLÓGICA DE LA BIODIVERSIDAD EN MÉXICO

Sergio R. S. Cevallos-Ferriz[1,3], Enrique A. González-Torres[1,2] y Laura Calvillo-Canadell[1]

[1]Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Departamento de Paleontología, Ciudad Universitaria, 04510 Coyoacán, México D.F., México.
[2]Dirección actual: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ingeniería Geológica, Coordinación de la Carrera de Ingeniería Geológica, Ciudad Universitaria, 04510 Coyoacán, México D.F., México.
[3]Autor para la correspondencia: scrscfpb@unam.mx

RESUMEN

El origen de la vegetación actual de México y su diversidad tiene larga historia. Posiblemente es la extensión de esta historia el punto en que discrepan las propuestas, una planteando que inicia en el Cretácico (ca. 132 ma) y otras haciendo énfasis en procesos restringidos al Plio-Pleistoceno (5.3 ma), sobre todo si se refieren al origen de la vegetación actual. El aumento del conocimiento sobre la evolución geológica de México, y del constante cambio en su fisiografía, así como del estudio de las angiospermas fósiles de la región, genera un concepto más claro de cómo y cuándo las formas de vida fueron llegando y asociándose. Se presenta una hipótesis en la que se combinan procesos geológicos y cambios fisiográficos, con la presencia de plantas y vegetación en las partes emergidas que se van desarrollando. Se propone que la biodiversidad actual efectivamente inicia hace ca. 132 millones de años, aunque linajes que hoy viven en México se pueden reconocer desde este tiempo, es complicado ubicarlos en familias, pues posiblemente representen miembros del grupo troncal. En el Paleógeno (65-32 ma) las familias, y aun géneros, que continúan viviendo en el país son más fácilmente reconocidos, pero grupos extintos o que hoy crecen en otras regiones siguen siendo comunes. Es en el Neógeno (32-1.8 ma) que desde un punto de vista de la morfológico/anatómico las plantas fósiles se parecen más a las que viven de forma natural actualmente en el país, pero muestran diferencias que en general permiten proponer nuevas especies. Si las plantas fósiles y actuales de México se relacionan morfo/anatómicamente más solo en tiempos relativamente recientes, es de esperar que con los tipos de vegetación suceda algo similar. El registro fósil sugiere que a partir de comunidades

que se desarrollaron bajo condiciones cálido-húmedas en el Cretácico, divergieron tipos de vegetación con capacidades diferentes ante el estrés hídrico, y comunidades que se favorecieron de condiciones templadas a frías. Esto sucede aparentemente en dos momentos distintos en dos regiones diferentes; durante el Paleógeno se afecta al norte y en al Neógeno al centro y sur del país. Trabajo geológico y paleobotánico conjunto y comparativo permitirá refinar esta propuesta que sugiere que los cambios que activan o restringen respuestas biológicas forman parte de otros componentes del Sistema Tierra.

Palabras clave: geología, historia de la vegetación, México, Paleobotánica, procesos geobiológicos.

ABSTRACT

The origin of the extant vegetation and diversity of Mexico has a long history. Possibly the extent of this history is the point where the proposals differ, one states that the history begins in the Cretaceous (ca. 132 my) while other emphasize processes restricted to the Plio-Pleistocene (5.3 my), especially if referring the appearance of extant vegetation. Increased knowledge of the geological evolution of Mexico, and the constant change in physiography, along with the study of fossil angiosperms of the region, generates a clearer concept of how and when life forms differentiated and partnered. A hypothesis that combines geological processes and physiographic changes with the presence of plants and vegetation on the emerged continental parts is presented. It is proposed that existing biodiversity does indeed start ca. 132 million years ago, and although lineages that live in Mexico today can be recognized from this time, it is difficult to place their representants within a family, probably because they may represent members of the stem group. By the Paleogene (65-32 my) families, and even genera, that continue to live in Mexico are more easily recognized, but groups of extinct plants or plants growing today in other regions are still common. Based on the morphological/anatomical approach the Neogene (32-1.8 my) fossil plants resemble more those living naturally in Mexico, but still have important differences supporting the recognition of new species only. If in relatively recent times extant and fossil plants in Mexico seem closer based on their morphology/anatomy, it is to be expected that with the vegetation types a similar process can be recognized. The fossil record suggests that from communities that developed under hot-humid conditions in the Cretaceous, vegetation types with different capabilities to tolerate water stress, and communities that favored cool temperate conditions diverged. The process of divergence apparently occurred at two different times in two different regions. During the Paleogene it affected northern Mexico and during the Neogene

it affected central and southern Mexico. Further geological and paleobotanical work will refine this proposal that suggests that changes that enable or constrain biological responses are part of other components of the Earth System.

Key words: geobiological processes, geology, Mexico, Paleobotany, vegetation history.

INTRODUCCIÓN

Los cambios biológicos que se han dado a través del tiempo, se pueden comprobar de manera diversa; por ejemplo por medio de los múltiples estudios numéricos que hoy son ampliamente utilizados y que han incentivado el entendimiento de muchos aspectos de la vida y sus procesos. Sin embargo, entre las observaciones históricas siguen siendo aquellas de las Ciencias de la Tierra, incluyendo a la paleontología y paleobiología, las únicas fuentes directas a través de la cual se pueden comprobar las hipótesis que se generan a través de estas investigaciones (e.g., Nixon, 1996; Bateman y DiMichele, 2003; Bradley et al., 2003, Crane et al., 2004; Lewis, 2006; Hilton y Bateman, 2006). Lo anterior lo podemos ejemplificar con datos que requirieron de muchos años de observación y experimentación. Las hipótesis sobre cómo eran los primeros organismos solo lograron comprobarse cuando se encontraron microfósiles en rocas del Precámbrico, y en la actualidad se continúan examinando meteoritos con el fin de poder encontrar también evidencia de vida extraterrestre (e.g., Russell, 2006; Schopf, 2006; Burns et al., 2009). Ha sorprendido la radiación de organismos que tuvo lugar hace ca. 570 millones de años en la que se encuentran muchos phyla, entre los cuales algunos son taxa nuevos y otros aunque sí se insertan en grupos conocidos, han sido difíciles de ubicar taxonómicamente (e.g., Dornbos y Xiao, 2008; Maruyama y Santosh, 2008). Otro ejemplo se encuentra al estudiar a las primeras plantas que colonizaron las partes emergidas de los continentes, mismas que aún actualmente son objeto de discusiones acaloradas en las que se exponen argumentos que se contraponen. No hace mucho se explicaba que las primeras plantas tenían que haber desarrollado raíz, hojas, tejido de conducción y epidermis; pero en las últimas décadas se han encontrado fósiles que muestran que no tenían raíces sino rizomas, carecían de hojas, iniciaron con enaciones, su tejido vascular tenía elementos conductores sin pared secundaria y solo después fueron adquiriendo la lignina. Así, el concepto actual de planta vascular se complementa de forma importante con la observación directa de los fósiles (e.g., Bonfante y Selosse, 2010; Weng y Chapple, 2010).

Ya en el Carbonífero (hace ca. 355 ma), ejemplos de cambios en la morfología y anatomía de las plantas sugieren variaciones en los procesos fiiológicos y en las interacciones entre organismos, algunas distintas a las de los organismos actuales. En ese tiempo todavía existían plantas con embriones unipolares, es decir no contaban con meristemo subapical y no producían raíces (e.g., Lepidondendrales, Calamitales), y muchas de estas no crecían en diámetro como lo hacen las plantas actuales, tenían un cambium vascular unifacial, aparentemente no producían floema. El xilema secundario era escaso comparado con el volumen de corteza que frecuentemente contenía cordones de fibras para reforzar a este tejido que sostenía a la planta (e.g., Lepidondendrales, Calamitales) (e.g., Phillips y DiMichele, 1992; Linkies et al., 2010). Para entonces las semillas ya eran un componente novedoso de otros grupos de plantas, pero solo el registro fósil pudo mostrar que antes de la adquisición de la reproducción gimnospérmica con semillas desnudas, una serie de plantas extintas (e.g., Pteridospermas) exhibieron un tipo de reproducción anemófilo en el que los granos de polen eran capturados gracias a remolinos generados por el movimiento del salpnix/lagenostoma, modificaciones de la nucela que se proyectaban más allá del micrópilo, dirigiendo a los granos de polen a la cámara polínica (e.g., Long, 1977; Stubblefield y Rothwell 1980; Stubblefield et al., 1984; Sanders et al., 2009).

Un último ejemplo referente a los cambios que inciden en la forma en que la vida se relaciona con ella misma y su entorno se encuentra al estudiar el origen de las plantas con flor. Antes de ellas, el color sobre el continente dado por las plantas era probablemente poco variado, dominaban los tonos verdes y pardos reflejados por las hojas y tallos, aunque por ahí pudo haber estructuras con algún otro matiz, estas no eran abundantes. Entonces variados pigmentos se hicieron aparentes hace ca. de 132 millones años revolucionando las interacciones, originando diversas adaptaciones en los insectos, a los animales les cambió el paisaje, la vista pudo discriminar con ayuda del espectro de luz, y la coloración generó microhábitats. Además, las plantas con flor hicieron más importante la retribución a los animales que les visitaban otorgando azúcares y otros alimentos a quienes les asistían en la polinización y dispersión. Estas plantas también perfumaron al mundo, los olores se convirtieron en mensajeros y atrayentes (e.g., Feild y Arens, 2007; Frohlich y Chase, 2007; von Balthazar et al., 2008; Pennisi, 2009; Smith et al., 2010).

Así, los cambios en la vida desencadenan variantes para aprovechar recursos, promover su uso, y/o generar interacciones. Los pastizales y manglares actuales dominados por angiospermas, pueden complementar esta forma de entender los cambios. ¿Es válido preguntarse si antes de la aparición de los biomas actuales existían otros biomas? ¿Serían los helechos los encargados de formar grandes praderas? o

¿las gimnospermas tendrían plantas que ocupaban el nicho de los manglares? Son los fósiles quienes aportan evidencias para responder a estas preguntas. Por ejemplo, se ha documentado que a falta de pastos existieron grandes extensiones de terrenos dominadas por helechos en el Mesozoico, y que algunas Cheirolepidaceae (coníferas extintas) formaban comunidades semejantes a los mangles actuales (Collinson, 2002; Van Konijnenburg-Van Cittert, 2002; Taylor et al., 2009; Wilson, 2009), pero en cada momento las relaciones entre los organismos eran distintas, esto seguramente debido a que son diferentes los participantes aunque las situaciones son semejantes.

Las preguntas y respuestas pudieran seguir, pero hay que documentar las aportaciones del registro fósil al entendimiento del origen de la biodiversidad actual en México. Aunque el conocimiento y entendimiento de las plantas que vivieron en el pasado en nuestro territorio es ahora más completo y está mejor fundamentado, el conocimiento de la geología de las regiones continentales expuestas para México es más restringido ya que solo existen pocos esfuerzos, en el mejor de los casos superficiales, por exponer cómo estos interactuaron para permitir que se estableciera la mega diversidad que hoy caracteriza al país (e.g., Maldonado-Koerdell, 1950; Weber y Cevallos-Ferriz, 1995). Añadir la información paleobotánica a las hipótesis sobre generación de la biodiversidad enriquecerá la propuesta y ampliará la forma de abordar el problema. Para ello hay que separar dos visiones de la historia de la biodiversidad. Primero aquella que tiene que ver con la evolución de los linajes y que puede en este caso iniciarse en el Cretácico; y otra, relacionada con el origen de la vegetación actual que indudablemente tiene que ver con la "modernización" de los taxa que forman parte de la primera, en donde la perspectiva histórica es mayor.

Se ha ejemplificado cómo los organismos cambian y a su vez cómo estos últimos repercuten en la forma de funcionar e interactuar, además de que se distribuyen de acuerdo con las características del medio físico, mismo que es moldeado y modificado continuamente por la actividad geológica. Es también ampliamente aceptado que la Tierra ha sufrido una diversidad de cambios a lo largo de su historia (e.g., Lieberman, 2000). Cualquier punto que observemos en la Tierra tiene una historia larga que en términos sencillos se puede resumir diciendo que ha cambiado de latitud, longitud, y/o altitud, y esto conlleva cambios en temperatura, precipitación, presión, etc. Esta actividad implica procesos importantes, como por ejemplo los involucrados en la formación de cadenas montañosas. Seguramente los cambios y sus efectos serán distintos en una región con gran actividad tectónica como el este de México, en comparación con otras caracterizadas por una significativa actividad volcánica como el oeste y centro, y aun sur del país (Morán-Zenteno, 1984). Los suelos que se formen en uno y otro lado tendrán patrones de evolución distintos; probablemente

en los sitios con gran vulcanismo la cubierta edáfica no completará sus ciclos de vida y continuamente se reiniciarán, mientras que en otros lugares estos serán más completos y los organismos que establezcan relaciones con los suelos serán seleccionados por esta actividad (Jasso-Castañeda et al., 2002, Royer, 2010). Entendiendo a estos procesos y sus consecuencias como modificadores de los escenarios, se puede reconocer su influencia directa en los seres vivos, disparando la acción de procesos biológicos generadores de diversidad. Concibiendo de esta forma a los escenarios geológicos, geomorfológicos edáficos, etc., en las siguientes páginas comentaremos algunos aspectos de las plantas que fueron estableciéndose en ellos.

MATERIAL Y MÉTODO

Este trabajo se basa en la recopilación de datos e ideas presentadas por colegas interesados en el entendimiento de lo que llamamos actores (organismos) y escenarios (fisiografía) modelados por los procesos geológicos, así como en nuestra experiencia al querer explicar la presencia de plantas en momentos distintos en la historia de la vegetación de México. La parte geológica es particularmente interesante por la información generada por colegas ocupados en documentar la formación de las calderas de la Faja Volcánica Transmexicana, en donde la interacción de lo geológico y biológico es relevante. Con el fin de conocer a los fósiles que se mencionan a lo largo de este trabajo se recomienda consultar las fuentes originales (e.g., Cevallos-Ferriz, 1983; Cevallos-Ferriz y Weber, 1992; Rodríguez de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1994, Rodríguez de la Rosa y Cevallos-Ferriz, et al., 1998; Hernández-Castillo y Cevallos-Ferriz, 1999; Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2005, 2007; Estrada-Ruiz et al., 2010; Calvillo-Canadell et al., sometido). Para ampliar la visión sobre la paleovegetación de México y conocer a través de fotografías plantas del pasado, evitamos ilustrar aquí fósiles previamente descritos y usamos ejemplares que actualmente están siendo estudiados por el grupo de Paleobotánica del Instituto de Geología, de la Universidad Nacional Autónoma de México, por lo que a los estudiantes que facilitaron sus materiales les expresamos nuestro agradecimiento.

EL INICIO DE LA HISTORIA

Con relación a las ideas expresadas en la introducción es claro que los procesos biológicos que se asocian a la generación de distintas formas de vida han existi-

do cuando menos durante los últimos 3700 millones de años. La pregunta entonces es qué hace que los procesos se detonen y funcionen en diferentes momentos. Aquí es en donde la geología juega un papel importante. Los estudios geológicos han ayudado a comprender cómo la formación de los primeros continentes y su modificación tanto en configuración como relieve debido a procesos tectónicos y/o volcánicos, conllevan variación geográfica a lo largo del tiempo geológico. El espacio de lo que hoy conocemos como México no ha sido ajeno a estos procesos y la vida que se desarrolla sobre la parte continental emergida ha tenido que afrontar y adaptarse a las condiciones fisiográficas que moldearon el entorno de manera diferente a lo largo de la evolución geológica.

Se han documentado plantas que habitaron en México durante el Triásico (Sonora) y Jurásico (Chiapas, Oaxaca, Puebla, Veracruz, Hidalgo) (e.g., Silva-Pineda y Buitrón-Sánchez, 1999; Weber, 2008a,b,c). Sin embargo, estas plantas en su mayoría son extintas en la actualidad y solo algunos representantes de estos linajes continúan creciendo en ciertas zonas de México, como es el caso de las cícadas o las coníferas. Iniciamos entonces la revisión en el Cretácico cuando aparecen las flores y frutos, los colores se multiplican y los olores llenan el ambiente, todo esto proponiendo una nueva biología, formas nuevas de interacción, de dispersión, de colonización, etc. Este inicio refleja un momento con gran impacto en la vida que puede equipararse con el origen de la vida, la aparición del sexo, la colonización de las partes emergidas, la administración de la dependencia del agua a través de la semilla y el huevo amnioto, etc. En todos estos momentos el desarrollo de innovaciones morfológicas, anatómicas y fisiológicas es importante, pero lo que realmente revoluciona a la vida es la forma en que las novedades biológicas se integran al sistema en el que la vida se desarrolla.

LA HISTORIA E HIPÓTESIS

Cambios paleogeográficos y evolución de la flora

El Cretácico

Es importante iniciar señalando que durante el Cretácico la temperatura global fue muy elevada por las altas concentraciones de CO_2, causando un gradiente latitudinal bajo lo que permitió el establecimiento de floras termófilas en las latitudes medias y altas. En medio de este escenario, durante el Cretácico (144-65 ma) prácticamente todo el país estuvo cubierto por mares (Goldhammer, 1999; Eguiluz

de Antuñano et al., 2000), impidiendo que muchos de los linajes que habitaban las zonas que se cubrieron por mares continuaran desarrollándose en esas regiones. Aunque existieron islas donde la vida continuó, estos "relictos" estuvieron sujetos a fuertes presiones de selección, resultando que la gran mayoría de las plantas que hoy crecen en México están relacionadas con linajes que fueron estableciéndose en regiones emergidas conforme los mares se retiraron, a partir del Cretácico (Fig. 1).

Este fenómeno de regresión de los mares sucedió de manera general siguiendo un desplazamiento hacia el este y sureste. Se inició en el Cretácico y continuó durante el Cenozoico (65-1.8 ma), y durante gran parte de este tiempo América del Norte y del Sur estuvieron separadas, aunque entre ellas existían algunas islas que bien pudieron servir de sitios que facilitaron la ampliación de la distribución de algunos linajes, tanto de aquellos establecidos en el norte extendiéndose hacia el sur, como en dirección contraria. La evidencia con la que contamos sugiere que las plantas de latitudes más altas de América del Norte acrecentaron su distribución hacia el límite del continente estableciéndose en lo que en aquel tiempo era una proyección de las partes emergidas, formando una península conformada por algunas porciones de los estados de Tamaulipas, Nuevo León, Coahuila, Chihuahua, Sonora y Baja California (Fig. 1). Aunque queda mucho por documentar, se sabe que crecieron abundantes Arecaceae con hojas pinnadas y quilladas, representantes de Zingiberales, probables, Fagaceae, Burseraceae y/o Anacardiaceae, desde luego miembros de Laurales, y de Euphorbiaceae, además de miembros de Pinaceae, Cheirolepidaceae y probablemente Taxodiaceae eran compartidas entre la costa y la parte central de América del Norte (e.g., Rodríguez de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1994; Rodríguez de la Rosa y Cevallos-Ferriz et al., 1998; Hernández-Castillo y Cevallos-Ferriz, 1999; Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2007; Estrada-Ruiz et al., 2010) (Fig. 2 y 3).

América del Norte durante el Cretácico Superior (99-65 ma) estuvo dividida por un mar epicontinental, el Mar Interior del Oeste ("Western Interior Seaway"), comprendido entre la zona alrededor de la frontera Coahuila-Tamaulipas/Nuevo México-Texas-Luisiana en el NE de México (en donde después se forma el Golfo de México) y hasta el Océano Ártico (al este de la Península de Alaska). Las porciones emergidas estaban divididas en dos regiones que contienen registros polínicos contrastantes, la provincia de los Normapolenes al este que se extiende hacia Europa, y la provincia de Aquillepolenites al oeste, que se extiende hacia Asia. En México los macrofósiles de la parte este se colectan en localidades de la región costera del mar epicontinental (Coahuila, Tamaulipas), mientras que al oeste hay localidades cercanas al Océano Pacífico (Baja California), y en la región continental entre los mares

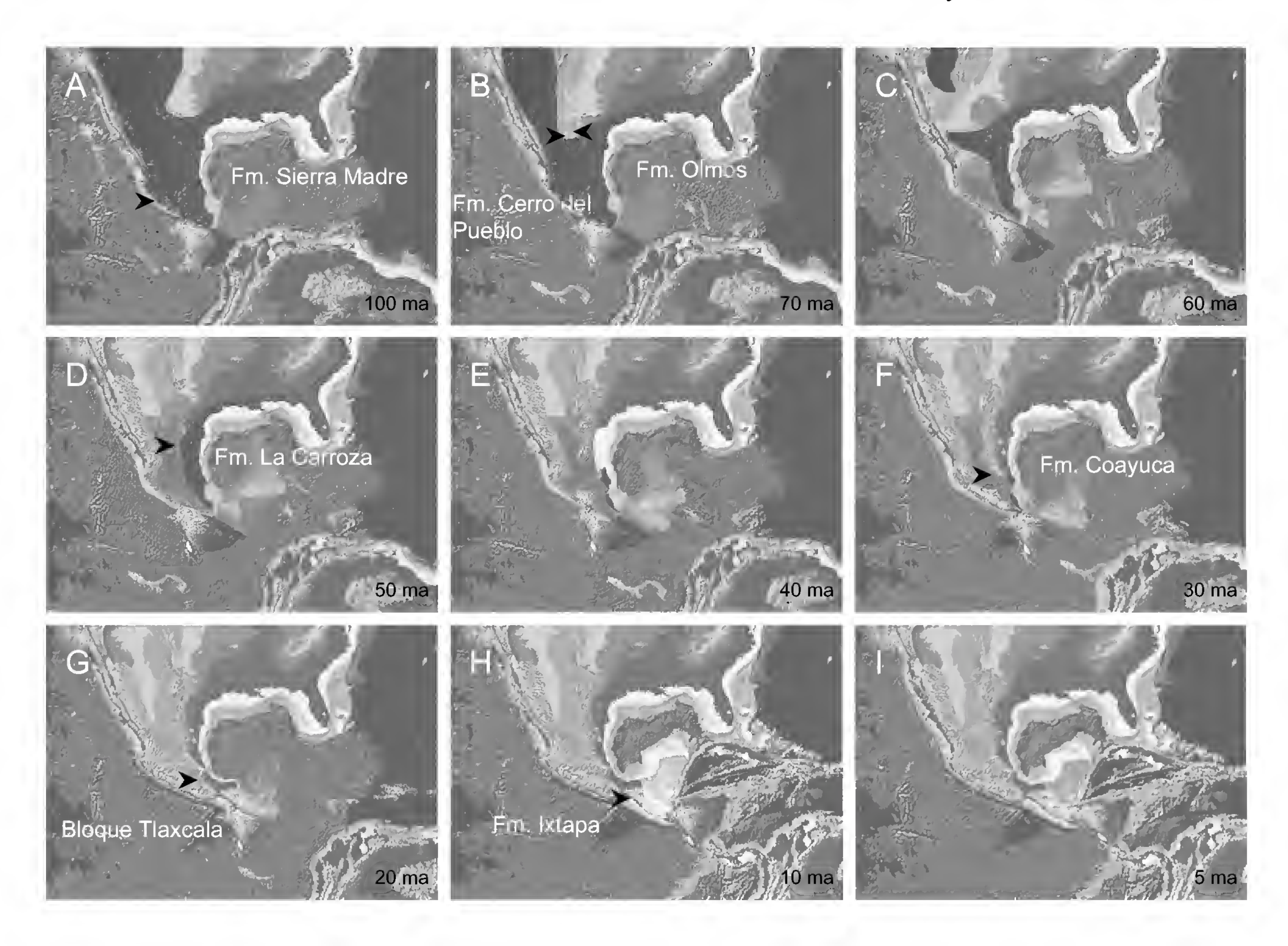


Fig. 1. Diagramas representando de forma muy general la evolución geológica de México. A. transgresiones marinas generalizadas; B. levantamiento de la porción noroeste; C. continúan regresiones y está en proceso la deformación Laramídica; D. actividad volcánica importante en extensión; E. desplazamiento del bloque Chortis y arco volcánico muy ancho; F. paroxismo ignimbrítico en el (ca. 32-28 ma) W; G. pulsos de extensión (ca. 24-20 ma) y cambio de orientación del arco volcánico (25-17ma); H. inicio del proceso de apertura del Golfo de México y formación de la Faja Volcánica Transmexicana; I. emersión de la Península de Yucatán y termina conexión entre el Pacífico y Caribe.

mencionados (Sonora). En conjunto los fósiles sugieren que las comunidades aunque compuestas de gimnospermas y angiospermas, diferían en la dominancia de estos grupos, siendo las plantas con flor más abundantes y comunes en la parte oriental (e.g., Cevallos-Ferriz, 1983; Cevallos-Ferriz y Weber, 1992; Hernández-Castillo y Cevallos-Ferriz, 1999; Estrada-Ruiz et al., 2008, 2011). La vegetación que se ha podido documentar habitando esta península recuerda a selvas con poca estacionalidad, con abundantes cuerpos de agua y altas temperaturas. Particularmente en Coahuila se postula la presencia de una selva paratropical, posiblemente la primera de este tipo en América del Norte (Estrada-Ruiz et al., 2011). En contraste, la vege-

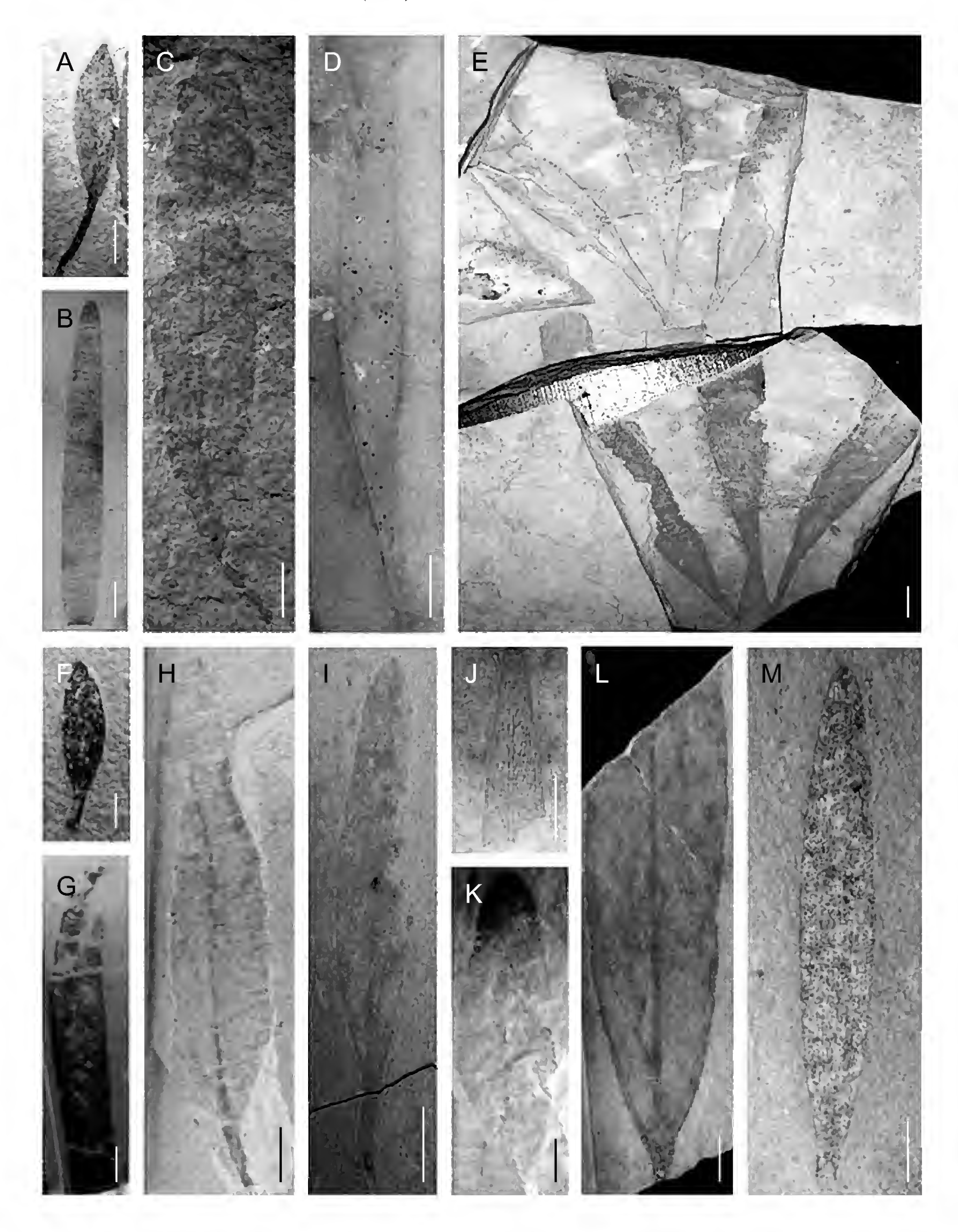


Fig. 2. Angiospermas cretácicas de la localidad del Chango, Chiapas. Material cortesía de Griselda Guerreo Márquez. Escala = 1 cm.

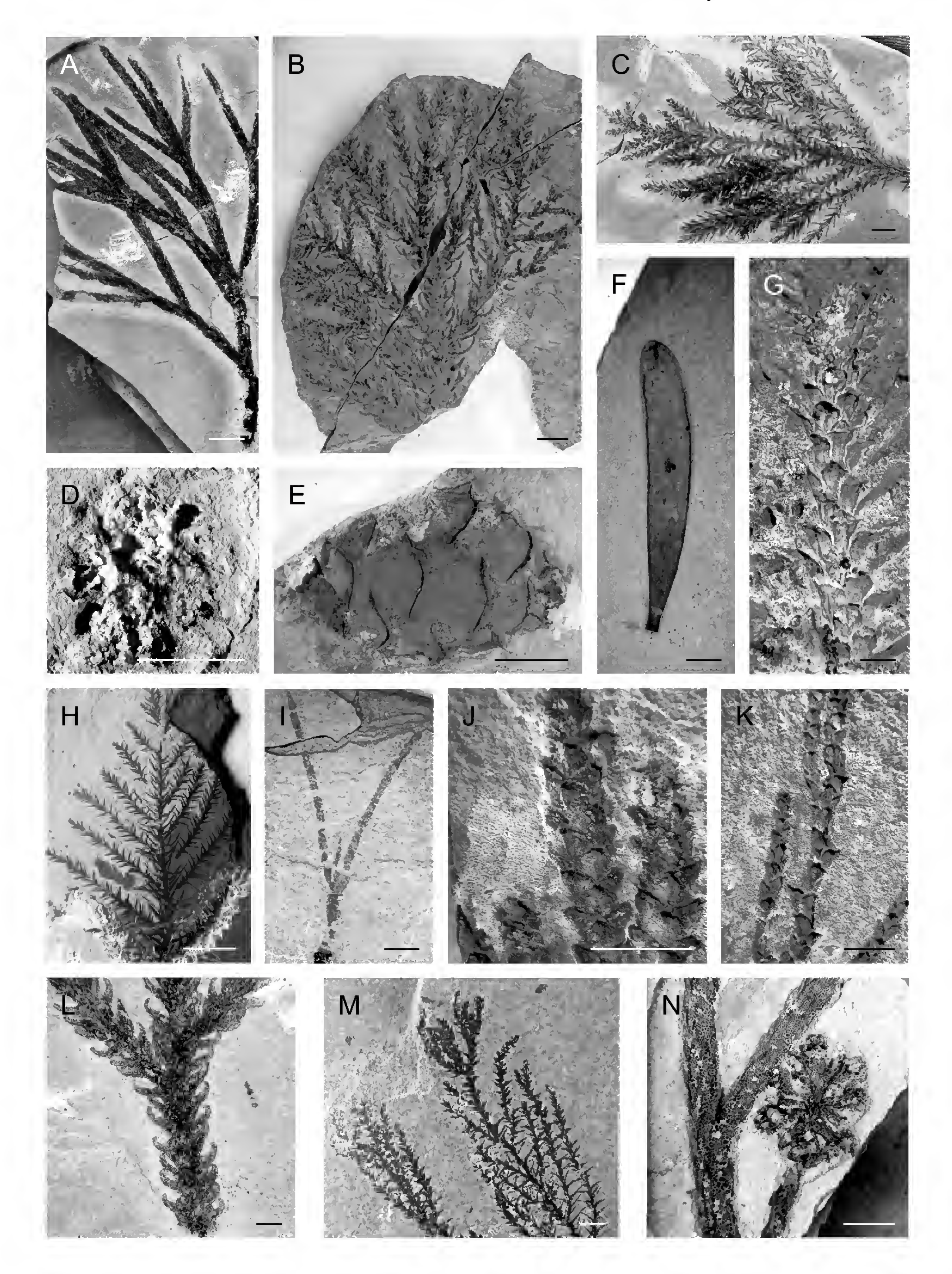


Fig. 3. Gimnospermas cretácicas de la localidad del Chango, Chiapas. Material cortesía de Ixchel González y Alma R. Huerta. Escala = 1 cm.

tación hacia el oeste parece corresponder a clima más templado y por lo mismo las coníferas son más comunes (Cevallos-Ferriz, 1983; Cevallos-Ferriz y Weber, 1992). Las elevaciones hacia el centro y occidente de esta región probablemente generaron diferencias en la composición de las comunidades de aquel momento, facilitando que plantas propias de clima más fresco se establecieran (Figs. 2 y 3).

En el sur de México hasta hace relativamente poco tiempo no se habían recolectado plantas del Cretácico. La presencia ocasional de coníferas había sido reportada anteriormente por paleontólogos que trabajan peces e invertebrados de la Formación Sierra Madre. Durante una prospección para constatar estos reportes, se confirmó la abundancia de ramas de coníferas y conos asociados, algunos de ellos en conexión orgánica; pero de manera inesperada, se recolectaron cuando menos unos 20 morfotipos de órganos de plantas con flor, que incluyen frutos y hojas. Comparando este material con las plantas conocidas del norte de México, es sorprendente que aunque sí hay Pinaceae, aparentemente son más abundantes las Podocarpaceae, Araucariaceae y Cupressaceae; además, hasta el momento solo puede documentarse que comparten un tipo de planta con flor representado por sus hojas, *Manihotites* (Euphorbiaceae), cuyo tamaño es claramente distinto. Otros registros de angiospermas del sur de México, en específico Chiapas, incluyen pastos marinos, una hoja semejante a *Sapindites* y varios frutos cuya afinidad es un enigma en este momento (e.g., González-Ramírez et al., 2011; Guerrero-Márquez et al., 2011; Huerta-Vergara et al., 2011) (Figs. 2 y 3). Posiblemente las diferencias en floras entre el norte y sur de México se deban, como sugieren los análisis palinológicos del centro y sur del país, a la presencia de elementos que corresponden con las provincias de Monocolpates y Nothofagidites, del norte de América del Sur.

Aunque falta mucho para realmente poder comparar de manera completa las floras del norte y sur de México, tienen un aspecto en común, consistente en que las plantas, o los órganos de estas, sugieren que en el Cretácico vivían muchas plantas que pueden relacionarse con alguna familia, y aún compararse con géneros actuales, pero que no se pueden incluir en ellos. Aún más, la reconstrucción de plantas, es decir las propuestas de que dos o más órganos representan a una misma planta, sugieren que muchos de estos taxa pudieran ser parte del grupo troncal ("stem") del clado que representan. La supuesta asociación de los troncos con madera tipo *Paraphyllanthoxylon* con hojas de Anacardiaceae por un lado y Lauraceae por otro, son un buen ejemplo de esto (Cevallos-Ferriz, 1983; Méndez-Cárdenas et al., sometido). Ninguno de estos órganos, aunque pueden relacionarse con estas familias, tienen canales o idioblastos; elementos comunes entre sus representantes actuales. Lo mismo sucede con las maderas que parecen ser miembros de Fagaceae, su construcción

recuerda en cierta forma a los encinos, pero siempre hay características que los separan (Estrada-Ruiz et al., 2010, 2011). Es igualmente interesante la propuesta de que existieron plantas acuáticas parecidas a grupos actuales como *Nuphar* o *Salvinia*, pero la comparación morfológica detallada apoya que se trata de taxa extintos, a veces también reportados de otras partes del mundo (Estrada-Ruiz et al., 2011). La presencia de grupos como Musaceae y Zingiberaceae llaman la atención pues su área de distribución natural cambia radicalmente del Cretácico al Neógeno (Rodríguez de la Rosa y Cevallos-Ferriz, 1994). Ahora parece que se debe añadir otro grupo que también cambia su distribución natural al avanzar el tiempo; las Proteales están representadas en el Cretácico de México por hojas, polen y frutos, aunque por el momento los órganos aislados se conocen de diferentes localidades (Guerrero-Márquez et al., 2011; Vázquez-Rueda et al., 2011).

Seguramente en las partes emergidas de México existían sistemas de montañas que hicieron variar el relieve y las condiciones ambientales locales donde se establecieron las plantas. Las elevaciones en ese tiempo eran aparentemente menos importantes que las cadenas montañosas que se desarrollaron al occidente y oriente conforme se continuaba retirando el mar hacia el sur durante el Cenozoico, pero seguramente tuvieron gran influencia para generar escenarios distintos en los que se establecieron comunidades diferentes a las que hoy conocemos (Fig. 1). Las variaciones ambientales de tipo climático de aquel tiempo no necesariamente se comparan con alguna situación actual, pues durante ese periodo la temperatura alcanzó un máximo que seguramente influyó en la distribución latitudinal de la paleoflora.

Cambios en los escenarios durante la transición Cretácico/Cenozoico modificaron las condiciones ecológicas sobre el continente. Fueron importantes las regresiones del mar epicontinental que dividió América del Norte durante el Cretácico. Su retiro hace más clara la presencia de la "península cretácica" del sector sur de América del Norte, en donde se encontraba una porción de México, que continuó creciendo hacia el sur, y sobre las superficies que se venían exponiendo se desarrollaron elevaciones importantes (Cevallos-Ferriz y González-Torres, 2005). Esta visión muy simplificada de la evolución geológica de México permite postular la presencia de una parte central limitada por montañas cada vez más importantes, que a su vez generaban planicies costeras con distintas características al oeste y este del país (Fig. 1).

Un segundo gran cambio que afectó a la vida en el Cretácico y su transición al Cenozoico fue producido por el impacto del meteorito Chicxulub (Urrutia-Fucugauchi, 2011), que alteró de manera abrupta las condiciones ambientales y jugó un papel importante en someter y poner a prueba las capacidades biológicas de las

especies de ese tiempo a las exigencias drásticas y momentáneas que generó. Esta región de América del Norte debió de haber sido sometida a cambios aún mayores por la cercanía del impacto y la fuerza de los efectos secundarios en las regiones vecinas al mismo.

Sin embargo, el desarrollo con dirección norte-sur de la Sierra Madre Occidental, cuya configuración inició en el Cretácico tardío, terminando en el Mioceno medio (Ferrari et al., 2005), y de la Sierra Madre Oriental también iniciando en el Cretácico/Paleoceno y terminando en el Mioceno (Eguiluz de Antuñano et al., 2000), producen importantes cambios fisiográficos en la región.

Estas modificaciones del entorno abiótico debieron de haber repercutido en las comunidades que habitaban el sur de América del Norte, y seguramente fueron importantes en la selección de especies que formaron parte de las comunidades que fueron ocupando los nuevos escenarios que se iban integrando. Tales procesos suceden en un corto tiempo. La interacción entre los cambios en los escenarios y las respuestas biológicas ha sido continua desde el Cretácico, siendo la acumulación de las respuestas exitosas a las persistentes pruebas del medio promovidas por los cambios constantes, lo que ha hecho que se acumule la diversidad.

Cenozoico

Aunque son pocas las paleofloras que conocemos del Paleógeno de México (Paleoceno (65-55 ma) – Eoceno (55-33 ma) – Oligoceno (33-23 ma)), la flora de la Formación Carroza (Eoceno Medio) ejemplifica cómo para este tiempo las plantas con hojas simples, márgenes enteros y talla grande comunes en el Cretácico son sustituidas por otras en las que las hojas pinnadas con márgenes serrados, dentados o crenados y talla menor eran más comunes (Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2005; Calvillo-Canadell et al., sometido). El cambio en los patrones morfológicos de las hojas sugiere modificaciones en el ambiente que obviamente seleccionaron a las plantas que vivían en distintas localidades. En la misma Formación Carroza se han recolectado hojas de mayor tamaño, aunque no alcanzan la talla de las cretácicas; pero estas son contenidas en lutitas de grano, textura y color distinto a las que contienen a las hojas de menor talla. Tanto las características de los sedimentos, como de las hojas que contienen, sugieren que en esta localidad se acumularon plantas de dos regiones distintas, aunque geográficamente cercanas, en las que las condiciones ambientales locales permitieron el establecimiento de comunidades parcialmente diferentes, una más xerófila (Soeegard et al., 2003), con hojas pequeñas y dentadas, y otra más mesófila, con plantas con hojas de mayor tamaño y mayor número de hojas enteras (Rodríguez-Reyes, 2007). El polen reportado para el noreste del país incluye

también una mezcla de grupos que son más típicos de vegetación cálido-húmeda y al mismo tiempo contiene elementos de fitocenosis que se desarrollan a menor temperatura y humedad (Figs. 1, 4).

Debe resaltarse también que el registro de macrofósiles en el norte del país no contiene coníferas de esta edad, contrastando con su importancia durante el Cretácico, sin embargo, polen de este grupo sí se reporta. Aunque las microsporas de *Pinus* y *Picea* se señalan como presentes, macrofósiles de estos géneros no se han recolectado; las coníferas anteriores son taxa extintos relacionados con la misma familia. En el sur de México tampoco se han recolectado macrofósiles pero es interesante que además de polen de *Pinus*, otros como los de *Picea* y *Larix* también se han reconocido. Llama la atención que polen de plantas "exóticas" para el país, como *Keteleria,* siguen estando presentes durante el Mioceno. Este material "exótico" aparentemente puede trazarse en la región al Cretácico, así es que debieron extinguirse de esta parte sureña de América del Norte en algún momento post-oligocénico (Palacios Chávez y Rzedowski, 1993; Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1996).

Para el norte del país esta situación puede explicarse si se consideran los procesos geológicos que estaban alterando la fisiografía de la región, convirtiendo a los estados de Coahuila y Nuevo León, en una zona de mayor continentalidad, al estar localizadas en la porción occidental de la Sierra Madre Oriental, en proceso de formación durante el Neógeno. Tal elevación topográfica aleja a Coahuila y Nuevo León de la región del Golfo de México, además la humedad se ve restringida por el retiro de los mares epicontinentales. Entonces, a partir del Paleógeno la evolución geológica y fisiográfica del norte de México, y la tendencia global de enfriamiento que inicia en el Eoceno medio, acentúan el desarrollo de zonas con regímenes anuales no constantes de humedad y temperatura. Es decir, la estacionalidad aparentemente se hace presente y su intensidad seguramente varió de acuerdo con las localidades. Con esto no se sugiere que ya existieran zonas áridas como se conciben hoy, pero sí es claro que las condiciones para que estas zonas se establecieran y expandieran iniciaron en esta época de importante actividad tectónica en la región norte del país. Posiblemente la presencia de estacionalidad cada vez más marcada en distintos lugares impulsó la selección biológica de las poblaciones que habitaban en la región, generando nuevas agrupaciones de plantas que respondían a las nuevas exigencias del medio físico, aunque seguramente persistieron en otras zonas las comunidades originales. Aún más, el norte del país sufrió a lo largo del Paleógeno diferentes niveles de elevación que contribuyeron a generar muy diversos escenarios en los que las plantas se agruparon formando comunidades distintas. La presencia de *Bursera*, un elemento típico de las selvas bajas actuales, en la Formación La Carroza, junto

con plantas relacionadas con Myrtaceae (cf. *Eugenia*) o Leguminosae (*Inga, Senna, Chamaecrista*) sugieren que esta interpretación es muy probable, pero debe seguir documentándose (Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2005; Rodríguez-Reyes, 2007; Calvillo-Canadell et al., sometido) (Fig. 4).

Continuando con la expansión y desarrollo de los tipos de vegetación más xerófilos en México, los fósiles sugieren que para el Oligoceno (33-23 ma) en el centro de México ya se habían establecido comunidades similares a las selvas bajas o chaparrales. La flora de los Ahuehuetes, de la Formación Coatzingo, cerca de Tepexi de Rodríguez, Puebla, es un ejemplo de un proceso que aparentemente inició en el norte (e.g., Fm. Carroza) y alcanza el centro de México hace aproximadamente 32 millones de años (Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2002, 2005; Calvillo-Canadell et al., sometido). Las hojas que se han recolectado de esta región son aún más pequeñas que las del Eoceno de La Popa y las hojas compuestas son más comunes. Entre los representantes hay formas que actualmente son endémicas de zonas secas en Perú y Bolivia, como *Haplorhus* (Anacardiaceae). Además de otras que pueden indicar cierto grado de estacionalidad como *Rhus, Pistacia, Comocladia* (Anacardiaceae), o miembros de Leguminosae como *Inga, Pithecellobium, Mimosa, Sophora, Cladrastis* y *Apuleia* entre otras y desde luego miembros de Berberidaceae entre los que se han identificado a *Berberis* y *Mahonia*, a veces incluidos en el mismo género (Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2002, 2005). Pero también hay elementos que pueden establecerse en zonas con mayor humedad, como las Rosaceae y otros posiblemente representando elementos riparios como las Salicaceae (*Salix* y *Populus*). Aún más, las maderas de otra localidad, Coayuca de Andrade, Puebla, presumiblemente de la misma edad que las plantas de los Ahuehuetes, se caracterizan por representar plantas con anillos de crecimiento bien marcados, sugiriendo estacionalidad acentuada en la región y entre las que se han identificado Anacardiaceae y Leguminosae (Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz, 1994a,b,c; Ramírez et al., 2000; Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2000a,b, 2002; Velasco de León y Cevallos-Ferriz, 2000). Otra localidad del Oligoceno de Puebla, cerca de San Juan Atzingo contiene maderas entre las que se han identificado Leguminosae (*Prioria* y *Dalbergia*) y Boraginaceae (*Cordia*), que continúan apoyando el establecimiento de vegetación semejante a selvas bajas en la región hace ca. 32 millones de años (Sainz-Reséndiz, 2011).

La expansión de floras más xerófilas al centro y sur de México parece seguir otra serie de procesos geológicos significativos relacionados con importantes cambios hidrológicos que secaron una serie de cuencas lacustres. Estas transformaciones pueden ser inducidas o acompañadas por el proceso de elevación de la parte centro y

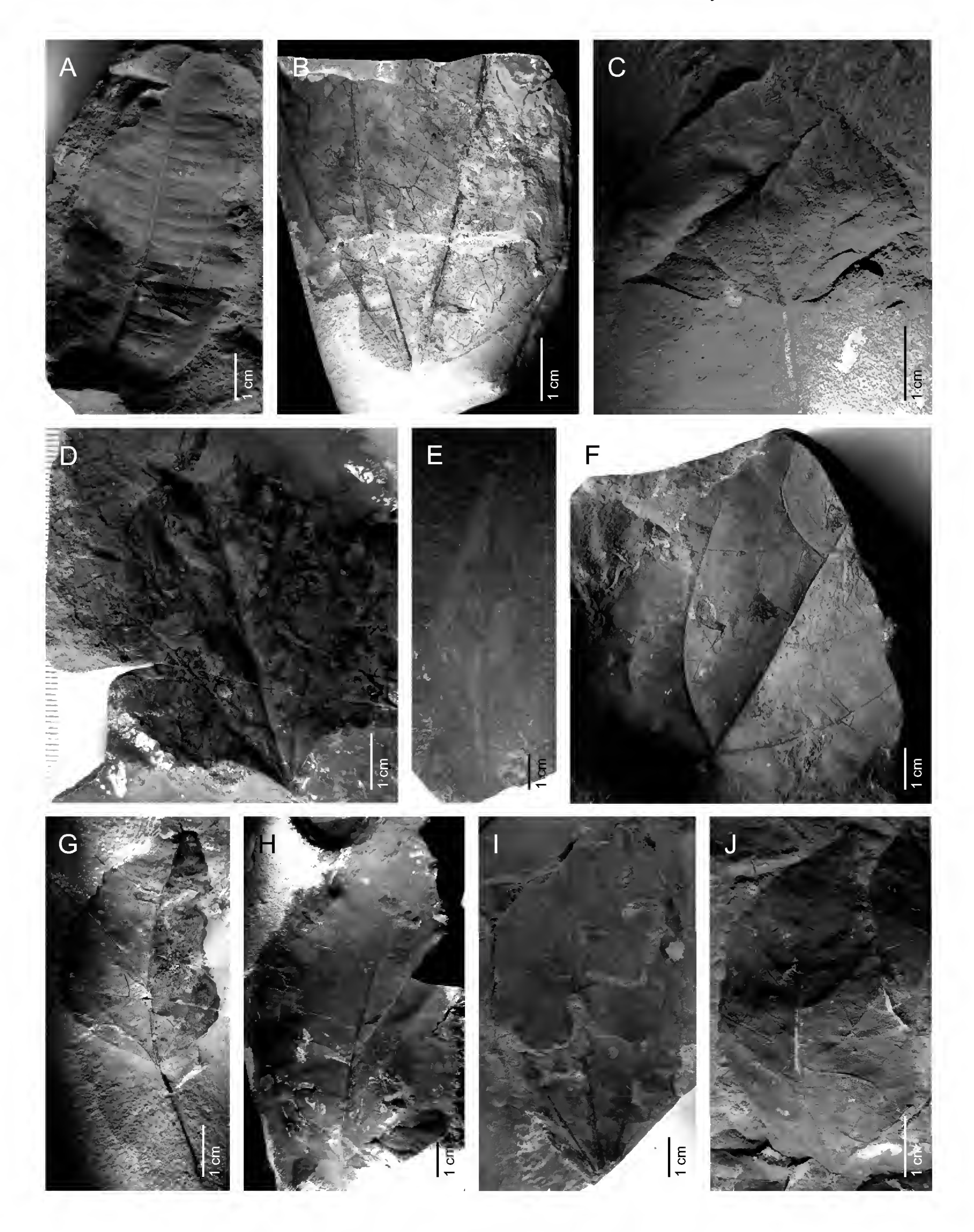


Fig. 4. Hojas de la Formación la Carroza, La Popa, Nuevo León, del Eoceno medio. Material cortesía de Ana Isabel Pérez Maussán.

sur de México a partir del Oligoceno/Mioceno debido al cambio en la geometría de la Sierra Madre Occidental y formación de la Faja Volcánica Transmexicana (Ferrari et al., 1999). Esta terminó aislando a la porción central norte de México, ayudando a restringir más la captación de agua de la región, pero a la vez contribuyó a mantener y/o incrementar las zonas húmedas del sur, promoviendo vegetación con menor estacionalidad y hojas de mayor tamaño.

Sin embargo, es importante mencionar que con base en los macrofósiles la primera comunidad con elementos típicamente mesófilos se encuentra en el Plioceno de Santa María Amaxac, Hidalgo. En esta localidad se reportan plantas como *Platanus, Quercus, Populus*, etc., sugiriendo que este tipo de vegetación también se ve favorecido por los diversos escenarios que se produjeron al formarse la Faja Volcánica Mexicana (Gómez Tuena et al., 2005; Velasco-de León y Ortiz-Martínez, 2010), que dio origen a importantes elevaciones sobre el nivel del mar. Junto a la evidencia con macrofósiles hay que añadir que los estudios palinológicos reconocen a varios miembros de plantas que pudieron desarrollarse en distintos tipos de bosques mesófilos a partir de sedimentos tan antiguos como el Oligoceno (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1996). La combinación aparentemente poco común de plantas, con base en un marco de referencia actual, sobre todo en el Paleógeno y la separación de estas en tipos de vegetación cada vez más parecidos a los actuales durante el Neógeno posiblemente tiene que ver con la desintegración de la Flora Boreotropical conforme la fisiografía del territorio nacional ofreció a las plantas la posibilidad de establecerse en distintos escenarios, en donde cada vez fueron más seleccionadas las asociaciones típicas que hoy se reconocen.

Las plantas del trópico húmedo que caracterizaron al norte de México durante el Cretácico, no se han recolectado de forma clara en otros sitios del país en rocas más jóvenes, posiblemente porque estas comunidades crecieron a lo largo de las costas del oriente y occidente, y las localidades fosilíferas estudiadas hasta el momento se encuentran hacia el centro del país. Sin embargo, la flora de Baja California Sur, de la Formación El Cien, del Mioceno, contiene maderas de plantas que sugieren que en aquel momento en la región estaba establecida una flora que taxonómicamente recuerda a la selva baja de Chamela, Jalisco, pero un estudio de anatomía ecológica indica que la humedad y temperaturas eran elevadas, seleccionando el establecimiento de una selva alta (Martínez-Cabrera et al., 2006; Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz, 2006). Entre las plantas reconocidas de esta localidad aunque no se han estudiado con detalle se encuentran *Ficus, Maclura* (Moraceae), *Andiroxylon, Mimosoxylon* (Leguminosae) y *Tapirira* (Anacardiaceae). En el Istmo de Tehuantepec, tanto en Veracruz, como en Oaxaca, se han recolectado floras del

Mioceno que sugieren que este tipo de comunidades se extendía hacia el sur. Los fósiles del Oligoceno/Mioceno de Simojovel, Chiapas (Fig. 5), apuntan que tales floras del trópico húmedo efectivamente continuaron desarrollándose a lo largo de las costas (Miranda, 1963; Castañeda-Posadas y Cevallos-Ferriz, 2007; Padilla, 2007; Calvillo-Canadell et al., 2010; Cevallos-Ferriz y Calvillo-Canadell, 2010) (Fig. 6). Recientemente se ha recolectado otra flora del Mioceno en la Formación Ixtapa, Chiapas, que por el tamaño de sus hojas y el reconocimiento de algunos taxa, se propone que representa otra comunidad propia de clima cálido húmedo. No obstante, un análisis paleoclimático basado en arquitectura foliar sugiere que las plantas crecían bajo condiciones que más bien favorecerían el establecimiento de bosques mesófilos (Peralta-Medina, 2009; Domínguez de la Torre et al., 2011) (Figs. 7, 8). Entonces, en Chiapas, durante el Oligoceno/Mioceno como en el Eoceno de Nuevo León, se detectan floras semejantes bajo condiciones climáticas distintas. Con base en los fósiles del ámbar de Simojovel de Allende, Chiapas, se documenta la presencia de una selva tropical, aspecto que contrasta con la flora de Ixtapa, Chiapas, que aunque aparentemente contenía plantas que podían encontrarse en una región cálido-húmeda, el análisis paleoclimático sugiere que crecieron bajo condiciones más frías; no obstante, ambas se desarrollaron al nivel del mar o muy cerca de este (Figs. 7, 8).

Bajo esta perspectiva las zonas áridas ("desiertos" actuales) de México parecen tener una historia relativamente corta, aunque sus componentes pueden trazarse hasta el Paleógeno, como lo señala la presencia de *Bursera* y algunas leguminosas en el Eoceno de La Popa, Nuevo León, o las Berberidaceae, otras leguminosas y anacardiáceas del Oligoceno de Los Ahuehuetes, Puebla (Magallón Puebla y Cevallos-Ferriz, 1994b; Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2000a,b; Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2002, 2005).

El registro de los macrofósiles muestra entonces que aparentemente los linajes de los distintos tipos de vegetación que hoy reconocemos en el país pueden trazarse cuando menos desde el Paleógeno (Eoceno-Oligoceno), no tenemos aún registro del Paleoceno, y a la vez sugieren que aunque las comunidades del pasado tengan semejanza taxonómica con alguna comunidad actual, siempre hay diferencias. Por ejemplo, en las fitocenosis del pasado se detectan taxa que ya se extinguieron o no viven más en México o la región geográfica implicada, no permitiendo una comparación uno a uno entre las paleocomunidades y las neocomunidades. Pero además, estudios detallados de morfología comparada de las plantas pre miocénicas con las actuales han demostrado que la relación taxonómica de las que crecieron en México en aquellos tiempos era mayor con las que crecieron en latitudes



Fig. 5. Flores conservadas en el ámbar del Oligoceno/Mioceno de Simojovel de Allende, Chiapas. Material cortesía de Ana Lilia Hernández Damián. Escala = 1 cm.

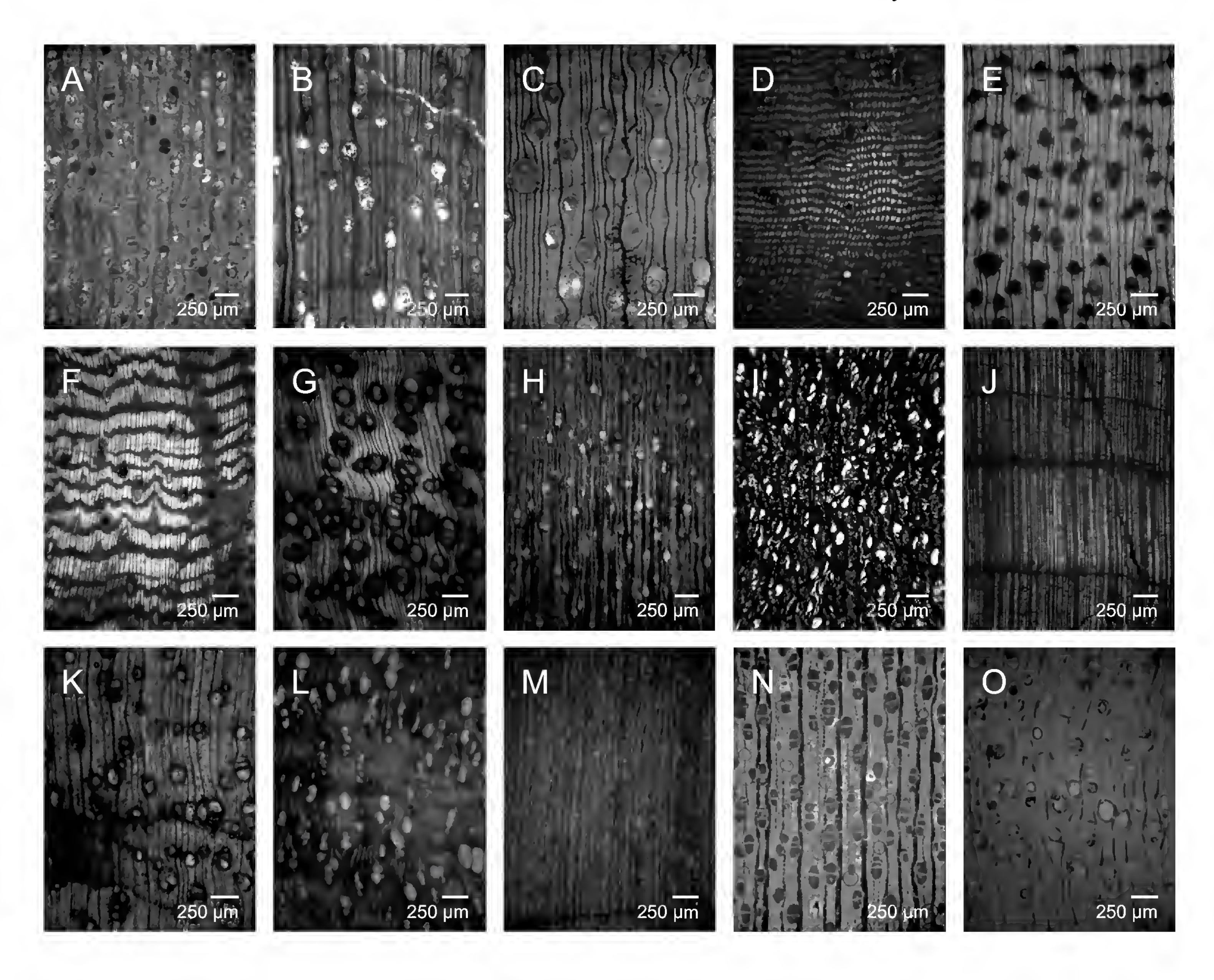


Fig. 6. Maderas del Oligoceno de Puebla. Mioceno de Tlaxcala y Chipas y Plioceno de Culiacán. Material cortesía de Luis A. Flores R. y Juliana Cárdenas.

mayores del Hemisferio Norte. Esto genera la pregunta de ¿cuándo se "modernizan" las plantas que crecen en México? o ¿cuándo las plantas fósiles recolectadas en México muestran mayor afinidad con las que crecen actualmente en el país y se diferencian de aquellas pre miocénicas? Las respuestas no la conocemos bien, pero la evidencia sugiere que es a partir del Mioceno que la cercanía morfológica entra taxa fósiles y actuales es mayor, seguramente señalando afinidad taxonómica más cercana. Esta "modernización" va muy ligada con la dinámica de formación de los cinturones montañosos de las Sierras Madre Occidental y Oriental y la gran actividad de la Faja Volcánica Transmexicana, dando lugar a procesos geológicos generadores de cambios altitudinales, climáticos y muy importantes en la diversificación y radiación de taxa que pudieron establecerse en sitios con características variadas (Gómez Tuena et al., 2005).

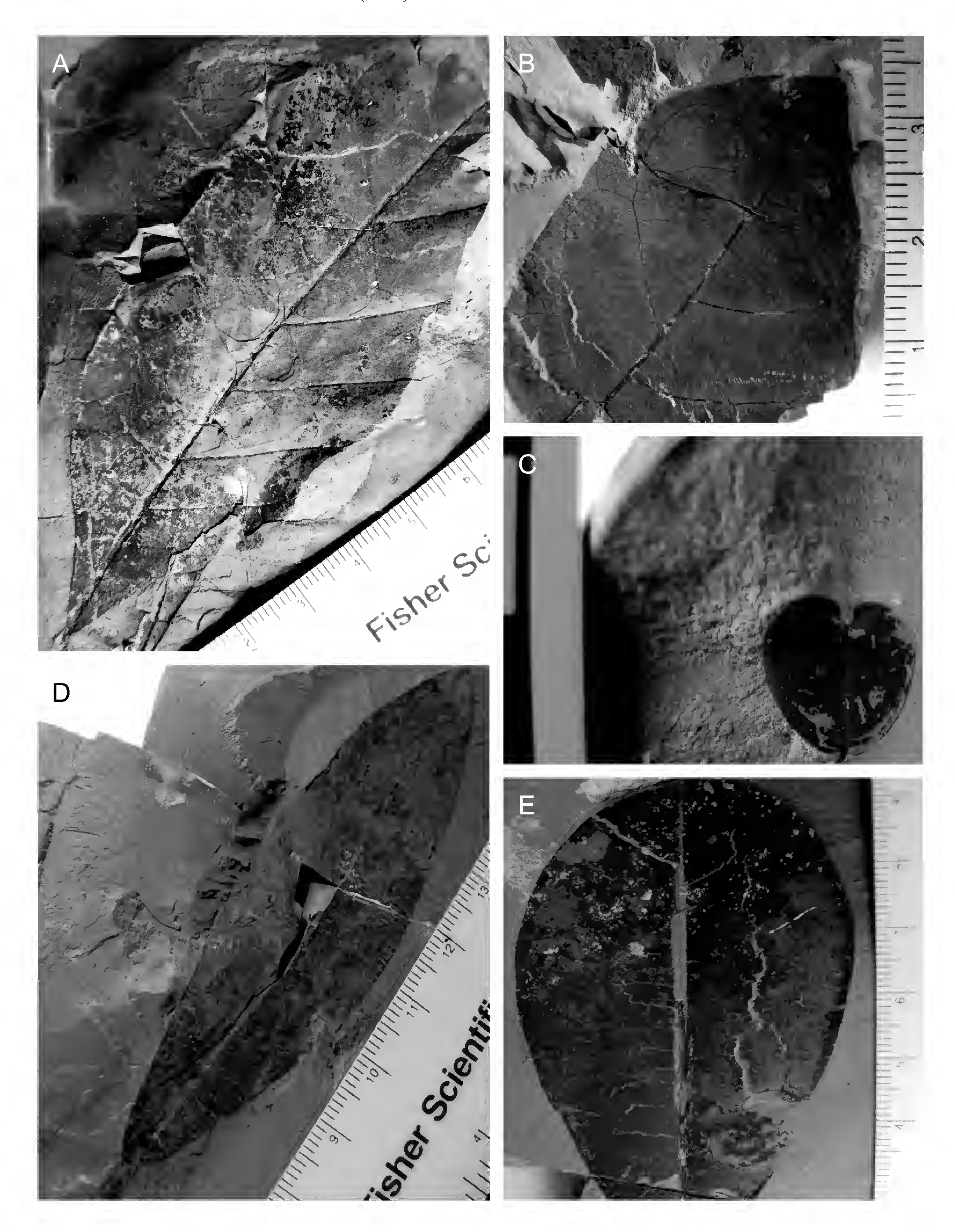


Fig. 7. Hojas del Mioceno de Ixtapa, Chiapas. Material cortesía de Aldo Domínguez de la Torre.

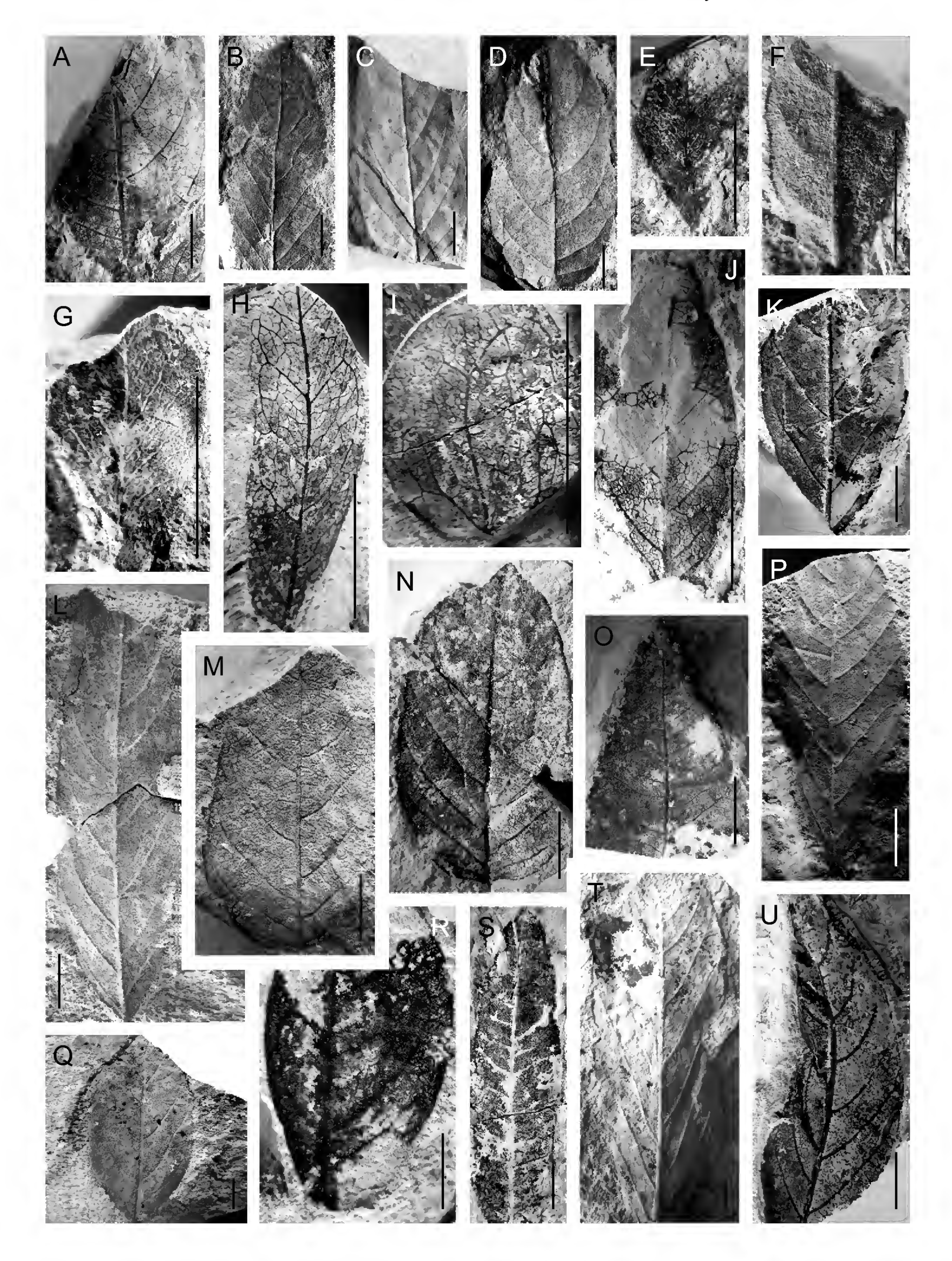


Fig. 8. Hojas del Mioceno de Tlaxcala, Chiapas. Material cortesía de Aldo Domínguez de la Torre. Escala = 1 cm.

ACTIVIDAD VOLCÁNICA Y LA BIODIVERSIDAD

Es importante comentar el amplio efecto que la actividad volcánica pudo tener sobre la vida y su evolución en México durante los últimos ca. 100 millones de años. El nuestro es un país de volcanes que se localizan sobre todo a lo largo del sector occidental de México, conformando cuatro provincias volcánicas, la Sierra Madre Occidental, la Sierra de la Giganta, la Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra Madre del Sur (Ortega-Gutiérrez et al., 1992). En cada región esta actividad se ha desarrollado en distintos tiempos y con diferentes intensidades y modalidades, pero en conjunto se puede afirmar que estos eventos contribuyeron al desarrollo de los suelos, facilitaron u obstruyeron la ampliación de áreas de distribución de los organismos, afectaron la fisiografía de las regiones, modificaron las condiciones atmosféricas, incrementando el efecto de invernadero, etc. Aceptar que esta actividad incide en la evolución de las plantas es importante para entender la historia de las mismas; por ejemplo, una especie que en el Eoceno pudo tener una amplia distribución debió ser afectada por estos procesos de manera distinta dependiendo el tiempo y región en la que la interacción entre los organismos y su medio se dio. Los conceptos de tiempo y espacio son muy importantes para lograr una visión integral de los procesos que impulsan y generan biodiversidad. Así, la Sierra Madre Occidental en una primera etapa se desarrolló bajo un vulcanismo del tipo efusivo hasta hace ca. 32 millones de años, cuando este cambió a explosivo y contribuyó a extenderse e incrementar su altura, generó la mayor cubierta de ignimbritas preservada en el planeta (Bryan, 2007). La construcción de esta cadena montañosa da una idea de la enorme actividad volcánica de ese tiempo, así como del impacto que tuvo en la fisiografía y atmósfera. Su intensidad modificó el espacio que los organismos ocupaban. Esta Sierra no apareció repentinamente, se construyó de norte a sur a lo largo de ca. 60 millones de años, haciendo que su orogenesis en tiempo y espacio influyera sobre las poblaciones que habitaban en su entorno.

Otro ejemplo importante para entender la influencia de los volcanes en la vegetación lo ofrecen los estudios recientes de varios aparatos volcánicos en la Faja Volcánica Transmexicana. Su estudio y comparación hace evidente que como barrera o sendero biogeográfico esta Faja es relativamente reciente (~ 20 millones de años al presente), y que se formó por segmentos. Cada porción está compuesta por varios centros volcánicos que se originaron en momentos distintos y solo después de varios millones de años la provincia volcánica realmente representó una estructura que podía servir de barrera, pues antes de ello es probable que presentara varias “zonas de conexión” que comunicaban a veces a sitios distintos. Se ha calculado que en la

Faja Volcánica Transmexicana existen ca. 8000 centros volcánicos (Gómez Tuena et al., 2005) formados en los últimos ~ 20 millones de años, evidenciando otra vez una tremenda actividad modificadora del entorno físico. Posiblemente buena parte de los ca. 2200 m sobre el nivel del mar a los que se encuentran los Valles de México, Puebla, Tlaxcala y Toluca está muy relacionada a esta actividad volcánica; pero habrá que esperar más datos que confirmen este cálculo hasta hoy solo basado en la presencia de vegetación similar a una selva tropical alta en Tlaxcala, hace ca. 12 millones de años.

Toda esta actividad volcánica que evidentemente es fuente impulsora de procesos biológicos y generadora de biodiversidad, obligó a los organismos a adaptarse a cambios hidrológicos, edáficos, de temperatura y humedad, de calidad de luz, etc., que deben ser contrastados con las modificaciones que se dieron a lo largo de la planicie del Golfo de México, en donde la influencia del vulcanismo fue mínima, pero en donde la formación de cuencas de depósito originadas por los procesos tectónicos durante la construcción de la Sierra Madre Oriental y el retiro de los mares, igualmente generaron cambios que promovieron la formación gradual de nuevas especies, a través de procesos intermitentes de regresiones marinas.

Finalmente, para generar una mejor idea de los procesos que contribuyeron a incrementar la biodiversidad en México hay que considerar la formación de las penínsulas de Baja California y Yucatán, y el cierre del Istmo de Panamá. Esto ocurrió hace relativamente poco tiempo. El proceso de rompimiento de la Península de Baja California inició hace menos de 12 millones de años y la formación del Mar de Cortés hace menos de 6 millones de años (Atwater, 1970). La Península de Yucatán empezó a emerger hace ca. 5 millones de años. Poco después, aparentemente hace ~ 3.5 millones de años, el Istmo de Panamá ya pudo funcionar como puente entre las dos Américas, Norte y Sur. Estos procesos geológicos cambiaron la intensidad y posiblemente dirección de corrientes marinas que llevan humedad al continente y por lo mismo afectaron a las comunidades vegetales. Aún hay mucho que entender sobre la influencia de tales desenvolvimientos que impulsan la diversificación de la vegetación, pero son aspectos que debemos considerar en nuestras discusiones sobre la aparición y extinción de especies a través del tiempo.

Recientemente se ha puntualizado el desarrollo de biomas en el Mioceno, que fueron cambiando de área geográfica conforme las condiciones del medio se modificaron, así se explica la aparición de las selvas secas a partir de selvas tropicales (Schrire et al., 2005a,b; Pennington et al., 2009). En esta propuesta, Mesoamérica es importante y sirve como puente para el establecimiento o aumento de distribución de los biomas o grandes floras. Sin embrago, y solo como ejemplos que invitan

a continuar elaborando esta idea hay que comentar algunos supuestos aún débiles en la propuesta. Mesoamérica no existía como tal hace ca. 24 ma y el puente entre Norte y Sur América se estableció hace ca. 3.8 ma, entonces es probable que las selvas tropicales que dan lugar a biomas secos en América del Norte estuvieron en esta región desde antes, en el Paleógeno (65-32 ma), y los cambios fisiográficos del Neógeno favorecieron su desarrollo. Esto lo sugiere el registro fósil de México, por ejemplo *Inga* (Leguminosae) se conoce de rocas con edad de ca. 50 millones de años en La Popa, Nuevo León, y su aumento en diversidad y área de distribución se hace evidente en el Oligoceno de Tepexi de Rodríguez, Puebla, donde otra especie del mismo género está presente (Magallón Puebla y Cevallos-Ferriz, 1994b; Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz, 2002, 2005). Algo semejante sugieren la presencia de *Tapirira*, *Haplorhus* y *Loxopterigium* (Anacardiaceae) que documentan un proceso de ampliación de sus áreas de distribución hacia el sur a partir de Norte América desde hace ca. 50 millones de años (Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2000a,b;), y ellas hoy son ejemplos de la llamada Flora Neotropical, que como los fósiles sugieren tenía representantes en América del Norte desde mucho antes de que el puente entre las dos Américas se formara, y entonces existiera un continuo continental capaz de contener a un tipo de flora que ahora reconocemos como la Flora Neotropical. La presencia de *Lonchocarpus* y *Prioria* (Leguminosae), otros miembros de la flora Neotropical, en sedimentos del Mioceno-Oligoceno de Tlaxcala y Puebla, con edad de ca. 12 y 30 ma respectivamente, es otro ejemplo que requiere de la existencia de Mesoamérica para lograr una distribución continua en América, y su presencia en América del Norte desde el Paleógeno reafirma la importancia que pudo tener México para la generación de taxa que inician su desarrollo en el trópico húmedo y se expanden hacia el trópico seco en el pasado (Hernández-Damián, 2010; Sainz-Reséndiz, 2011).

Posiblemente otros dos ejemplos de plantas comunes hoy en día en México pero con escaso registro fósil ayuden a comprender la relación entre las formas de vida, su asociación y la evolución geológica. *Pinus* incluye a una serie de plantas que forman varios tipos de comunidades, y en diferentes zonas geográficas distintas especies son dominantes. Su diversidad y amplia distribución geográfica en México suponen una larga historia. Sin embrago, si bien las coníferas en México se han recolectado en sedimentos del Mesozoico, especialmente del Cretácico, y se han descrito miembros de Pinaceae, o cercanamente relacionados a esta familia, *Pinus* solo se reconoce con base en granos de polen desde el Eoceno, y sus macrofósiles aún no se han recolectado. Se ha propuesto que desde el Eoceno *Pinus* ocupaba las zonas altas de México (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1996), otros nos

inclinamos a pensar que si bien si había zonas altas en México, su presencia debe documentarse con macro fósiles, que son relativamente propensos a fosilización. Posiblemente el polen proviene de otras zonas geográficas, o se distribuía en zonas altas pero de forma muy restringida. Esta historia tiene aún mucho que ofrecer para explicar cómo es que *Pinus* es en la actualidad tan diverso en el país. Si se tiene que generar una idea con los datos actuales, se podría adelantar que es la diversificación de los escenarios debido a la actividad geológica durante el Neógeno (Mioceno-Reciente) la que impulsa la diversificación y biodiversidad actual.

En el sur de México las evidencias sugieren que coníferas hoy más comunes en Asia, Cupressaceae y Pinaceae, crecieron desde el Cretácico y continuaron durante el Paleógeno, no encontrándose evidencia de macrofósiles de *Pinus* sino hasta hace relativamente poco tiempo, sugiriendo que la diversificación de este último taxon es reciente y probablemente ligado a la evolución geológica de las sierras en donde es común.

De manera similar, los encinos tan abundantes en ciertas regiones de México, no aparecen en el registro fósil sino hasta el Oligoceno, en donde su polen se hace más común. De forma semejante a la historia de los pinos, los macro fósiles de encinos, hojas y madera, son comunes solo a partir del Plioceno. La historia de estos dos taxa ejemplifica la relación entre la geología y la biología, además de resaltar la importancia de estudiar y ver a la naturaleza como un sistema, el Sistema Tierra.

CONCLUSIONES

Existen muchos espacios por completar con relación a la historia de la vegetación de México. Los estudios del Cuaternario continúan mostrando cambios en las comunidades del pasado, dejan claro la rapidez con que estas modificaciones pueden llevarse a cabo, y resaltan cómo el cambio climático recurrente asociado a las glaciaciones modeló la flora actual. A lo largo de la Faja Volcánica Mexicana se han realizado gran número de estudios en las últimas décadas y los cambios de bosques húmedos a pastizales o bosques mesófilos dominados por pinos, encinos o mezclas de ambos es muy común, y estas transformaciones pueden claramente ligarse con cambios en la fisiografía y clima. Desde luego que las escalas de comparación de tales estudios con aquellos pre Cuaternarios difieren mucho, pero están de acuerdo en que los procesos geológicos son modeladores de la fisiografía y entonces modificadores del clima, convirtiéndose en muy importantes para detonar procesos biológicos que dieron como resultado la gran biodiversidad que hoy hace a México especial en

cuanto a ser un catálogo envidiable de formas de vida, que tiene mucho que aportar aún para entender de manera global la riqueza biológica de la que somos parte (e.g., Caballero et al., 2010; Israde Alcántara et al., 2010; Sosa-Najera et al., 2010).

Reconocer las aportaciones de los estudios filogeográficos a la visión histórica del origen de la biodiversidad es importante, ya que permiten conocer el avance de los desarrollos de especiación de un taxon, mismos que pueden ser discutidos junto con algún(os) proceso(s) geológico(s) (Ortiz-Medrano et al., 2008; Ramírez-Barahona, 2009; Sotuyo et al., 2010). Sin embargo, es necesario contar con información sobre la evolución geológica de las regiones en cuestión, y desafortunadamente estos estudios detallados están aún por realizarse en México, aunque sí existen fuentes importantes de datos que incidirán en la generación de una visión interdisciplinaria de la biodiversidad. Finalmente, estas hipótesis deben buscar sustento en el registro fósil que es la única fuente de información directa de la vida pasada.

AGRADECIMIENTOS

Los autores reconocen pláticas y discusiones con colegas que enriquecieron las ideas presentadas; asimismo, agradecen a los estudiantes que a través de tesis, trabajo de campo y participación en el Taller Sistemática Vegetal en el Tiempo han aportado materiales e ideas sobre la historia de la biodiversidad en México. El trabajo fue apoyado económicamente por los proyectos del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, 104515 a LCC y 82433 a SRSCF, y el PAPIIT-UNAM 219810 a SRSCF, instituciones a las que se les agradece su apoyo. La ayuda técnica de Enoch Ortiz Montejo ha sido fundamental para el estudio de los fósiles que aquí se mencionan.

LITERATURA CITADA

Atwater, T. 1970. Implications of plate tectonics for the Cenozoic tectonic evolution of Western North America. Geol. Soc. Amer. Bull. 81(12): 3513-3536.

Bateman, R. M. y W. A. DiMichele. 2003. Genesis of phenotypic and genotypic diversity in land plants: The present as the key to the past. Syst. Biodiv. 1: 13-28.

Bonfante, P. y M-A. Selosse 2010. A glimpse into the past of land plants and of their mycorrhizal affairs: From fossils to evo-devo. New Phytol. 186: 267-270.

Bradley, R. S., K. Alverson y T. F. Pederson. 2003. Challenges of a changing earth: Past perspectives, future concerns. In: Alverson, K., R. S. Bradley y T. F. Pederson. (eds.). Paleoclimate, global change and the future. Springer Verlag. Berlin, Alemania. pp. 163-167.

Bryan, S. 2007. Silicic large igneous provinces. Episodes 30(1): 20-31.
Burns, B. P., R. Anitori, P. Butterworth, R. Henneberger, F. Goh, M. A. Allen, R. Ibañez-Peral, P. L. Bergquist, M. R. Walter y B. A. Neilan. 2009. Modern analogues and the early history of microbial life. Precambrian Res. 173: 10-18.
Caballero, M., S. Lozano-García, L. Váquez-Selem y B. Ortega. 2010. Evidencias de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del centro de México durante el último máximo glacial. Bol. Soc. Geol. Mex. 62(3): 359-377.
Calvillo-Canadell, L. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2002. *Bauhcis moranii* gen. et sp. nov. (Cercideae, Caesalpinieae) an Oligocene plant from Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mex., with leaf architecture similar to *Bauhinia* and *Cercis*. Rev. Palaeob. Palynol. 122(3-4): 171-184.
Calvillo-Canadell, L. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2005. Diverse assemblage of Eocene and Oligocene Leguminosae from Mexico. Int. J. Plant Sci. 166: 671-692.
Calvillo-Canadell, L. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2007. Flowers of Rhamnaceae from the Cerro del Pueblo (Upper Cretaceous, Coahuila) and Coatzingo (Oligocene, Puebla) formations, Mexico. Am. J. Bot. 94(10): 1658-1669.
Calvillo-Canadell, L. y S. R. S. Cevallos-Ferriz y L. Rico-Arce. 2010. Legume flowers preserved in amber form Simojovel de Allende Chiapas, Mexico. Rev. Palaeob. Palynol. 160: 126-134.
Calvillo-Canadell, L., O. J. Rodríguez-Reyes, R. Medina-Lemos y S. R. S. Cevallos-Ferriz. (sometido). Leaflets of *Bursera* (Burseraceae) in Eocene sediments from La Popa, Nuevo León, La Carroza Formation, Mexico. Am. J. Bot.
Castañeda-Posadas, C. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2007. *Swietenia* (Meliaceae) flower included in Miocene amber from Simojovel de Allende, Chiapas, Mexico. Am. J. Bot. 94(11): 1821-1827.
Cevallos-Ferriz, S. R. S. 1983. Descripción de una madera de angiosperma cretácica de Cananea, Son., Méx. Los xilitos en el estudio del origen de las Angiospermopsida. An. Inst. Biol. UNAM 54: 97-112.
Cevallos-Ferriz, S. R. S. y L. Calvillo-Canadell. 2010. Ámbar, recinto de vida, resguardo de biodiversidad. Dirección General de Publicaciones y Fomento Editorial, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 207 pp.
Cevallos-Ferriz, S. R. S. y E. A. González-Torres. 2005. Geological setting and phytobiodiversity in Mexico. In: Vega, F. J., T. G. Nyborg, M. C. Perrilliat, M. Montellano, S. Cevallos y S. Quiroz. (eds.). Studies on Mexican paleontology. Springer. Dordrecht, Holanda. pp. 1-15.
Cevallos-Ferriz, S. R. S. y R. Weber. 1992. Dicotyledonous wood from the Upper Cretaceous (Maestrichtian) of Coahuila. Rev. Inst. Geol. 10: 65-70.
Collinson, M. E. 2002. The ecology of Cainozoic ferns. Rev. Palaeobot. Palynol. 119: 51-68.
Crane, P. R., P. Herendeen y E. M. Friis. 2004. Fossils and plant phylogeny. Am. J. Bot. 91: 1683-1699.
Domínguez de la Torre, A., L. Calvillo-Canadell, V. López Gómez y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2011. Clima en San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, durante el Mioceno con base en un análisis de arquitectura foliar. Resúmenes del XII Congreso Nacional de Paleontología. Puebla, México.

Dornbos, S. Q. y S. Xiao. 2008. The dawn of animal life: Evolutionary and palaeoecological patterns in the Neoproterozoic-Cambrian animal fossil record. Palaeogogr. Palaoecl. Palaeoecol. 258: 135-137.

Eguiluz de Antuñano, S., M. Aranda-García y R. Marrett. 2000. Tectónica de la Sierra Madre Oriental, México. Bol. Soc. Geol. Mex. 53: 1-26.

Estrada-Ruiz, E., H. I. Martínez-Cabrera y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2010. Upper Cretaceous woods from the Olmos Formation (Late Campanian-Early Maastrichtian), Coahuila, Mexico. Am. J. Bot. 97(7): 1179-1194.

Estrada-Ruiz, E., H. I. Martínez-Cabrera y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2007. Fossil woods from the late Campanian-early Maastrichtian Olmos Formation, Coahuila, Mexico. Rev. Palaeobot. Palynol. 145: 123-133.

Estrada-Ruiz, E., G. R. Jr., Upchurch y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2008. Flora and climate of the Olmos Formation (Upper Campanian-Lower Maastrichtian), Coahuila, Mexico: a preliminary report. Trans. GCAGS 58: 273-283.

Estrada-Ruiz, E., G. R. Jr., Upchurch, J. A. Wolfe y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2011. Comparative morphology of fossil and extant leaves of Nelumbonaceae, including a new genus from the Late Cretaceous of western North America. Syst. Bot. 36(2): 337-351.

Feild, T. S. y N. C. Arens 2007. The ecophysiology of early angiosperms. Plant Cell Environ. 30: 291-309.

Ferrari, L., M. López-Martínez, G. Aguirre-Díaz y G. Carrasco-Nuñez 1999. Space-time patterns of Cenozoic arc volcanism in central Mexico: from the Sierra Madre Occidental to the Mexican Volcanic Belt. Geology 27: 303-306.

Ferrari, L., M. Valencia-Moreno y S. Bryan. 2005. Magmatismo y tectónica de la Sierra Madre Occidental y su relación con la evolución de la margen occidental de Norteamérica. In: Nieto-Samaniego, A. y S. Alaniz-Álvarez. (eds.). Volumen Conmemorativo del Centenario, Temas Selectos de la Geología Mexicana. Bol. Soc. Geol. Mex. 57(3): 343-378.

Frohlich, M. W. y M. W. Chase. 2007. After a dozen years of progress the origin of angiosperms is still a great mystery. Nature 450: 1184-1189.

Goldhammer, R. 1999. Mesozoic sequence stratigraphy and paleogeographic evolution of northeast Mexico. In: Bartolini, C., J. Wilson y T. Lawton. (eds.). Mesozoic Sedimentary and Tectonic History of North-Central Mexico. Geol. Soc. Amer., Spec. Paper 340: 1-58.

Gómez Tuena, A., T. Orozco-Esquivel y L. Ferrari. 2005. Petrogénesis ígnea de la Faja Volcánica Transmexicana. Bol. Soc. Geol. Mex. 57(3): 227-285.

González-Ramírez, I., L. Calvillo-Canadell, A. Silva- Pineda y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2011. Coníferas (Araucariaceae y Cupressaceae) del Cretácico (Aptiano-Campaniano) de Chiapas. Resúmenes del XII Congreso Nacional de Paleontología. 22-25 feb, 20011, Puebla, México.

Guerrero-Márquez, G., L. Calvillo-Canadell y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2011. Angiospermas de la localidad El Chango, Aptiano-Campaniano, de Chiapas, México. Resúmenes del XII Congreso Nacional de Paleontología. 22-25 feb, 20011, Puebla, México.

Hernández-Castillo, G. R. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 1999. Reproductive and vegetative organs with Haloragaceae affinity from the Huepac chert, Upper Cretaceous of Sonora, Mexico. Amer. J. Bot. 86: 1717-1734.

Hernández-Damián, A. L. 2010. Diversidad foliar en el Mioceno de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. México. 68 pp.

Hilton J. y R. M. Bateman. 2006. Pteridosperms are the backbone of seed-plant phylogeny. J. Torrey Bot. Soc. 133: 119-168.

Huerta-Vergara A. R., L. Calvillo-Canadell, A. Silva-Pineda y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2011. Fascículo foliar Cretácico de Pinaceae de la localidad del Chango, Chiapas, México. Resúmenes XII Congreso Nacional de Paleontología. 22-25 feb, 20011, Puebla, México.

Israde Alcántara I., R. Velázquez-Durán, M. S. Lozano García, J. Bischoff, G. Domínguez Vázquez y V. H. Garduño Monroy. 2010. Evolución paleolimnológica del Lago Cuitzeo, Michoacán durante el Pleistoceno-Holoceno. Bol. Soc. Geol. Mex. 62(3): 345-357.

Jasso-Castañeda C., S. Sedov, E. Solleiro-Rebolledo y J. Gama-Castro. 2002. El desarrollo de paleosuelos como índice de estabilidad del paisaje. Invest. Geog. 47: 20-35.

Lewis, S. L. 2006. Tropical forests and the changing Earth system. Phil. Tran. Royal Soc. B: Biol. Sci. 361: 195-210.

Lieberman, B. S. 2000. Palaeobiogeography: Using fossils to study global change, plate tectonics, and evolution. Kluwer Academic/Plenum Publishers. Nueva York, USA. 208 pp.

Linkies A., K. Graeber, C. Knight y G. Leubner-Metzger 2010. The evolution of seeds. New Phytol. 186: 817-831.

Long A. G. 1977. Observations on Carboniferous seeds of *Mitrospermum*, *Conostoma* and *Lagenostoma*. Trans. R. Soc. Edin. 70: 37-61.

Magallón-Puebla S. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 1994a. Latest occurrence of the extinct genus *Cedrelospermum* (Ulmaceae) in America: *Cedrelospermum manchesteri* sp. nov. from the Upper Cenozoic of Puebla, México. Rev. Palaeobot. Palynol. 81: 115-128.

Magallón-Puebla, S. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 1994b. Fossil legume pods from Tertiary strata of Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico. Can. J. Bot. 72: 1027-1038.

Magallón-Puebla S. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 994c. *Eucommia constans* n. sp. fruits from the upper Cenozoic strata of Puebla, Mexico: morphological and anatomical comparison with *Eucommia ulmoides* Oliver. Int. J. Plant Sci. 155: 80-95.

Maldonado-Koerdell, M. 1950. Los estudios paleobotánicos en México, con un catálogo sistemático de sus plantas fósiles. Bol. Inst. Geol. 55: 1-72.

Martínez-Cabrera, H. I. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2006. *Maclura* (Moraceae) wood from the Miocene of the Baja California Peninsula, Mexico: Fossil and biogeographic history of its closer allies. Rev. Palaeobot. Palynol. 140: 113-122.

Martínez-Cabrera, H. I., S. R. S. Cevallos-Ferriz y I. Poole. 2006. Fossil woods from Early Miocene sediments of the El Cien Formation, Baja California Sur, Mexico. Rev. Palaeobot. Palynol. 138: 141-163.

Martínez-Hernández, E. y E. Ramírez-Arriaga. 1996. Paleocorología de angiospermas de la flora mexicana durante el Mesozoico y Terciario: Algunas evidencias palinológicas. Bol. Soc. Mex. Bot. 58: 87-97.

Maruyama, S. y M. Santosh. 2008. Snowball Earth to Cambrian explosion. Gondwana Res. 14: 1-4.

Méndez-Cárdenas J., S. R. S. Cevallos-Ferriz y L. Calvillo-Canadell. (sometido). Variabilidad y el concepto de género forma ejemplificado por *Paraphyllanthoxylon*. Rev. Mex. Cienc. Geol.

Miranda, F. 1963. Two plants from the amber of Simojovel, Chiapas, Mexico, area. J. Paleontol. 37: 611-614.

Morán-Zenteno, D. 1984. Geología de la República Mexicana. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). México, D.F., México. 88 pp.

Nixon, K. C. 1996. Paleobotany in cladistics and cladistics in paleobotany: Enlightenment and uncertainty. Rev. Palaeobot. Palynol. 90: 361-373.

Ortega-Gutiérrez, F., L. Mitre-Salazar, J. Roldan-Quintana, J. Aranda-Gómez, D. Morán-Zenteno, S. Alaniz-Álvarez y A. Nieto-Samaniego. 1992. Texto explicativo de la 5a. edición de la carta geológica de la República Mexicana Escala 1:2 000 000, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Consejo de Recursos Minerales, Secretaría de Energía, Minas e Industria Paraestatal. México, D.F., México. 74 pp.

Ortíz-Medrano, A., A. Moreno-Letelier y D. Piñero. 2008. Fragmentación y expansión demográfica en las poblaciones mexicanas de *Pinus ayacahuite* var. *ayacahuite*. Bol. Soc. Bot. Méx. 83: 25-36.

Padilla, J. y R. Sánchez. 2007. Evolución geológica del sureste mexicano desde el Mesozoico al presente en el contexto regional del Golfo de México. Bol. Soc. Geol. Mex. 69(1): 19-42.

Palacios Chávez, R. y J. Rzedowski. 1993. Estudio palinológico de las floras fósiles del Mioceno Inferior y principios del Mioceno Medio de la región de Pichucalco, Chiapas, México. Acta Bot. Mex. 24: 1-96.

Pennington, R. T., M. Lavin y A. Oliveira-Filho. 2009. Evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 40: 437-457.

Pennisi, E. 2009. On the origin of flowering plants. Science 324: 28-3.

Peralta-Medina, E. 2009. Arquitectura foliar de hojas fósiles de Ixtapa, Chiapas, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 67 pp.

Phillips, T. L. y W. A. DiMichele. 1992. Comparative ecology and life-history biology of arborescent lycopsids in Late Carboniferous swamps of Euramerica. Ann. Mo. Bot. Gard. 79: 560-588.

Ramírez, J. L. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2000a. Leaves of Salicaceae (*Salix* and *Populus*) from Oligocene sediments, near Tepexi de Rodríguez, Puebla. Int. J. Plant Sci. 161: 521-534.

Ramírez, J. L. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2000b. Leaves of Berberidaceae (*Berberis* and *Mahonia*) from Oligocene sediments, near Tepexi de Rodríguez, Puebla. Rev. Paleobot. Palynol. 110: 247-257.

Ramírez, J. L. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2002. A diverse assemblage of Anacardiaceae from Oligocene sediments, Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico. Am. J. Bot. 89: 535-545.

Ramírez, J. L., S. R. S. Cevallos-Ferriz y A. Silva Pineda. 2000. Reconstruction of the leaves of two new species of *Pseudosmodingium* from Oligocene strata of Puebla, Mexico. Int. J. Plant Sci. 161: 509-519.

Ramírez-Barahona, S. A. 2009. Variación genética y filogeografía de helechos arborescentes (Cyatheaceae) del bosque mesófilo de montaña de la Sierra Madre Oriental. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 128 pp.

Rodríguez de la Rosa, R. A. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 1994. Upper Cretaceous zingiberalean fruits with in situ seeds from southeast Coahuila, Mexico. Int. J. Plant Sci. 155: 786-805.

Rodríguez de la Rosa, R. A., S. R. S. Cevallos-Ferriz y A. Silva-Pineda. 1998. Paleobiological implications of Campanian coprolites. Palaeogogr. Palaoecl. Palaeoecol. 142: 231-254.

Rodríguez-Reyes, O. J. 2007. Material foliar del Eoceno de la Fm. Carroza en La Popa, Nuevo León, México. Tesis de maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 79 pp.

Royer, D. L. 2010. Fossil soils constrain ancient climate sensitivity. Proc. Natl. Acad. Sci. 107: 517-518.

Russell, M. 2006. First life. Am. Sci. 94: 32-39.

Sainz-Reséndiz, B. A. 2011. Descripción e identificación de maderas del Paleógeno de San Juan Atzingo, Puebla, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores, Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 63 pp.

Sanders, H., G. W. Rothwell y S. E. Wyatt 2009. Key morphological alterations in the evolution of leaves. Int. J. Plant Sci. 170: 860-868.

Schopf, J. W. 2006. The first billion years: when did life emerge? Elements 2: 229-233.

Schrire, B. D., M. Lavin y G. P. Lewis. 2005a. Biogeography of the Leguminosae. In: Lewis, G., B. Schrire, B. Mackinder y M. Lock. (eds.). Legumes of the World. Royal Botanic Gardens. Kew, UK. pp. 21-54.

Schrire, B. D., M. Lavin y G. P. Lewis. 2005b. Global distribution patterns of the Leguminosae: insights from recent phylogenies. In: Friis, I. y H. Balslev. (eds.). Plant diversity and complexity patterns. Danske Videnskabernes Selskab, Biologiske Skrifter 55: 375-422.

Silva-Pineda, A. y B. E. Buitrón-Sánchez. 1999. Mesozoic redbed floras in east-central Mexico and their stratigraphic relationships with marine beds. Geol. Soc. Am Spec. Paper 340: 151-160.

Smith, S. A., J. M. Beaulieu y M. J. Donoghue. 2010. An uncorrelated relaxed-clock analysis suggests an earlier origin for flowering plants. Proc. Natl. Acad. Sci. 107: 5897-5902.

Soeegard, K. H., Y. E. Kalik, A. T. Daniels, J. Arney y S. Garrick. 2003. Stratigraphic evolution of the Latest Cretaceous to early Tertiary Difunta foreland basin in northeast Mexico: Influence of salt withdrawal on tectonically induced subsidence by the Sierra Madre Oriental fold and thrust belt. In: Bartolini, C., R. T. Buffler y J. Blickwede. (eds.). The Circum-Gulf of Mexico and the Caribbean Hydrocarbon habitats, basin formation and plate tectonics. AAPG Memoir 79: 364-394.

Sosa-Najera, S., S. Lozano-García, P. Roy y M. Caballero. 2010. Registro de sequías históricas en el occidente de México con base en el análisis elemental de sedimentos lacustres: El caso del Lago de Santa María del Oro. Bol. Soc. Geol. Mex. 62(3): 437-451.

Sotuyo, S., A. Delgado-Salinas, G. P. Lewis, M. W. Chase, L. Ferrari y K. Oyama. 2010. Filogeografía del complejo *Caesalpinia hintonii*: (Leguminosae: Caesalpinioideae: Poincianella). Rev. Mex. Biodiv. 81: 883-894.

Stubblefield, S. P. y G. W. Rothwell. 1980. *Conostoma chappellicum* n. sp., lagenostomalean ovules from Kentucky. J. Paleontol. 54: 1012-1016.

Stubblefield, S. P., G. W. Rothwell y T. N. Taylor. 1984. *Conostoma williamsonii* n. sp., a lagenostomalean ovule from the Pennsylvanian of the Illinois Basin. Can. J. Bot. 62: 96-101.

Taylor, T. N., E. L. Taylor y M. Krings. 2009. Paleobotany: The biology and evolution of fossil plants. 2a. ed. Academic Press. Burlington, USA. 1230 pp..

Urrutia-Fucugauchi, J. 2011. The Chicxulub multi-ring impact crater, Yucatan carbonate platform, Gulf of Mexico. Geofis. Inter. 50(1): 99-127.

van Konijnenburg-Van Cittert, J. H. A. 2002. Ecology of some Late Triassic to Early Cretaceous ferns in Eurasia. Rev. Palaeob. Palynol. 119: 113-124.

Vázquez-Rueda, M. A., L. Calvillo-Canadell, C. Y. Núñez-Mariel y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2011. Fruto del Cretácico Superior de la Formación Cerro del Pueblo, Coahuila. XII Congreso Nacional de Paleontología. Puebla, México.

Velasco de León, M. P. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2000. Leaves of *Cercocarpus mixteca* n. sp. (Rosaceae) from Oligocene sediments, near Tepexi de Rodríguez, Puebla. Rev. Palaeobot. Palynol. 111: 285-294.

Velasco-de León, M. P. y E. L. Ortiz-Martínez. 2010. Nuevas especies de *Quercus* (Fagaceae) en el Plioceno de Santa María Amajac, Hidalgo, México. Rev. Mex. Cien. Geol. 27(2): 264-277.

von Balthazar, M., J. Schönenberger y T. Denk. 2008. In search of the earliest flowers: Introduction. Int. J. Plant Sci. 169: 815.

Weber, R. 2008a. Plantas triásicas y jurásicas de México. Bol. Inst. Geol. 115: 1-84.

Weber, R. 2008b. Plantas triásicas y jurásicas de México. Bol. Inst. Geol. 115: 85-116.

Weber, R. 2008c. Plantas triásicas y jurásicas de México. Bol. Inst. Geol. 115: 117-149.

Weber, R. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 1995. Perfil actual y perspectivas de la paleobotánica en México. Bol. Soc. Bot. Méx. 55: 141-148.

Weng, J.-K. y C. Chapple. 2010. The origin and evolution of lignin biosynthesis. New Phytol. 187: 273-285.

Wilson, J. P. 2009. Green life through time. Science 325: 36-37.

Recibido en abril de 2012.

Aceptado en junio de 2012.

Acta Botanica Mexicana 100: 351-403 (2012)

VEGETACIÓN DE LA SIERRA MADRE OCCIDENTAL, MÉXICO: UNA SÍNTESIS

M. Socorro González-Elizondo, Martha González-Elizondo, J. A. Tena-Flores, Lizeth Ruacho-González e I. Lorena López-Enríquez

Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Durango, Sigma 119, Fracc. 20 de Noviembre II, 34220 Durango, Durango, México.
Autor para la correspondencia: herbario_ciidir@yahoo.com.mx

RESUMEN

La Sierra Madre Occidental (SMO) es el complejo montañoso más grande de México, extendiéndose por casi 1200 km desde el noreste de Sonora (30°35' N) hasta el norte de Jalisco (21°00' N). A pesar de su gran importancia ambiental y económica, es todavía deficientemente conocida. Se presenta una sinopsis de los tipos de vegetación, con datos sobre la superficie que ocupan las comunidades reconocidas, intervalos de elevación y climas donde se localizan, así como un mapa. En la zona confluyen tres regiones, albergando ecosistemas templados y semifríos (región Madrense), semiáridos (Madrense-Xerófila) y cálido-secos (Tropical), respectivamente. La región Madrense, en el macizo de la sierra, incluye bosque de pino, bosque mixto de coníferas, bosque de pino-encino, bosque de encino y manchones de bosque mesófilo de montaña, además de comunidades como chaparral (primario y secundario) y vegetación de claros de bosque. La región Madrense-Xerófila, en el piedemonte norte y oriental y estribaciones al oriente de la sierra, presenta bosque bajo abierto (de encino o de pino-encino), matorral perennifolio y zonas de ecotonía hacia pastizal y matorral xerófilo, además de ecotonías con matorral subtropical hacia el sur del Archipiélago Madrense. En la región Tropical, a lo largo de la base occidental de la sierra e ingresando a esta a través de las barrancas y quebradas, predomina bosque tropical caducifolio y matorral subtropical, con pequeñas áreas de bosque tropical subcaducifolio. La alta diversidad de la SMO se ejemplifica con los tres géneros dominantes fisonómicamente en la vegetación: 24 especies de *Pinus* (46% del total nacional), 54 de *Quercus* (34%) y 7 de *Arbutus* (100%).

Palabras clave: ecosistema, Madrense, Sierra Madre Occidental, vegetación.

ABSTRACT

The Sierra Madre Occidental (SMO) is the largest mountain range in Mexico, extending along more than 1200 km from northeastern Sonora (30°35' N) ca at the US-Mexico border to northern Jalisco (21°00' N) on western Mexico. It includes part of the states of Sonora, Chihuahua, Durango, Zacatecas, as well as small areas of Sinaloa, Nayarit, Jalisco, and Aguascalientes. Of major ecological and economical importance, with a high biological and cultural diversity, this cordilleran complex is not yet well known. For this area, information about the different vegetation types, their elevational ranges, and the climates influencing them, is presented, as is a map showing the geographical distribution of the vegetation types. The area encompasses a confluence of Madrean, Xerophytic Madrean, and Tropical ecosystems. The Madrean region, with temperate and semi-cold climates, includes five vegetation types: pine forest, mixed-conifer forest, pine-oak forest, oak forest and temperate mesophytic forest, as well as communities of primary and secondary chaparral and montane meadow vegetation. The Xerophytic Madrean region, at foothills and eastern branches of the cordillera, has temperate or semi-cold dry climates and a vegetation of oak or pine-oak woodland and evergreen *Juniper* scrub, with transitions toward the grassland and xerophytic scrub areas of the Mexican high plateau or even to the subtropical scrub at the southern area of the Madrean Archipelago subregion. The Tropical region, entering the SMO through the deep canyons on the western flanks, has warm, semi-warm, and dry-warm climates and a prevalence of tropical deciduous forest and subtropical scrub, with small areas of tropical semideciduous forest. The high species richness of this range can be exemplified with the three physiognomically dominant genera: 24 species of *Pinus* (46% of the Mexican total), 54 species of *Quercus* (34%), and 7 species of *Arbutus* (100%).

Key words: ecosystem, Madrean, Sierra Madre Occidental, vegetation.

INTRODUCCIÓN

La Sierra Madre Occidental (SMO) es el complejo montañoso más largo y continuo de México, extendiéndose casi desde la frontera con Estados Unidos hasta el norte de Jalisco. Tiene un gran valor económico y ambiental por captar la mayor parte del agua que abastece los mantos freáticos e irriga a amplias zonas en el noroeste de México (González-Elizondo, 1997; Descroix et al., 2004), así como por abastecer de agua y sedimentos los manglares de Marismas Nacionales, de acuerdo con la World Wildlife Foundation (Anónimo, 2011), y por su alta diversidad de es-

pecies y alta proporción de endemismos. Es un importante corredor biológico tanto para especies boreales como para elementos tropicales de montaña, destacando en el primer caso las plantas leñosas y en el segundo las herbáceas (Rzedowski, 1978; Bye, 1995; Felger et al., 1997) al estar ligada a la planicie de Colorado y a las Montañas Rocosas a través de sierras aisladas (Islas Serranas) y conectada al sur con la Faja Volcánica Transversal. La SMO establece además los límites occidentales de distribución de muchas especies del Desierto Chihuahuense y del Altiplano seco en general, al actuar como barrera entre esa provincia y las comunidades de la planicie costera occidental. Adicionalmente, alberga una importante diversidad biocultural (Bye, 1995; Nabhan, 2005) e incluye a 32 de las 152 Regiones Terrestres Prioritarias (RTPs) de México definidas por la Comisión Nacional para el conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) (Arriaga et al., 2000). Las RTPs que se localizan de manera total o parcial en la SMO se enlistan en el Apéndice 1.

Los bosques de pino-encino albergan la más alta diversidad florística en México (Rzedowski, 1978) y la Sierra Madre Occidental es particularmente rica por tener la mayor superficie con bosques templados en el país, así como por la confluencia en su territorio de floras de diversos orígenes y por su gran variedad de hábitats. En esta región se presenta además la mayor diversidad de asociaciones de pinos, encinos y madroños a nivel mundial. Dos áreas de la SMO han sido reconocidas como megacentros de diversidad por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN): el norte de la Sierra Madre (Felger et al., 1997) y la cuenca alta del Río Mezquital (González-Elizondo, 1997). Martin et al. (1998) registran poco más de 2800 especies de plantas para la cuenca del Río Mayo, en el declive occidental de la sierra, y Vázquez-García et al. (2004) reportan 2081 especies para el área huichola, en el extremo sur de la SMO. Estimaciones preliminares de la diversidad del noreste de Sonora, incluyendo el Archipiélago Madrense (Van Devender et al., 2012a) consideran cerca de 2880 taxa de plantas, y únicamente para el municipio de Yécora y sus alrededores se han descrito o se encuentran en proceso de descripción 52 especies de plantas (Van Devender, com. pers.). La flora de la región de Yécora fue estudiada por Van Devender y Reina-Guerrero en 36 viajes entre 1995 y 2008, registrando 1776 taxa en 3,300 km^2 (Van Devender et al., 2012a), siendo esta una flora casi 30% más diversa que la de las Huachuca Mountains del sureste de Arizona (Reina-G. y Van Devender, 2005). Un ejemplo con fauna revela que la riqueza de especies de murciélagos de la Sierra Madre Occidental del noroeste de Durango, incluyendo comunidades templadas y tropicales, es comparable a la de las selvas altas húmedas mexicanas, resultado de tener una gran diversidad de hábitats en áreas relativamente pequeñas (Torres-Morales et al., 2010).

La SMO como provincia florística ha sido considerada por Rzedowski (1978, 1991, 1996) y Rzedowski y Reyna-Trujillo (1990) en la región Mesoamericana de Montaña, zona transicional entre los reinos Holártico y Neotropical, ya que aunque la flora leñosa de los bosques templados de México presenta afinidad boreal, en el componente herbáceo existe también un buen contingente de afinidades tropicales así como de elementos autóctonos. El mismo esquema fue planteado por Halffter (1976) con base en la distribución de insectos (Zona de Transición Mexicana), y reconocido con modificaciones por Morrone et al. (2002); Morrone (2005) y Espinosa et al. (2008).

Entre las zonas montañosas de México, la SMO es la que posee la mayor influencia neártica (Escalante et al., 2005). Muchos taxa pertenecientes al elemento Madroterciario se han descrito para la SMO incluyendo, en los últimos 10 años, un género (*Megacorax*, González-Elizondo et al., 2002) y varias docenas de nuevas especies y taxa infraespecíficos (Carrillo-Reyes et al. (2003); Nixon y Poole (2003); Estrada et al. (2004); Finot et al. (2004); Adams et al. (2006); Peterson et al. (2006); López-Ferrari y Espejo-Serna (2007); Spellenberg (2007); Carrillo-Reyes (2008); Mayfield y Steinmann (2010); Saarela et al. (2010); Ramírez-Noya et al. (2011); González-Elizondo et al. (2012a); entre otros), lo que revela el gran interés científico de la región.

Entre las diversas contribuciones al conocimiento de la flora y la vegetación de porciones de la SMO, están las de Lumholtz (1902); Gentry (1942); LeSueur (1945); White (1948); Maysilles (1959); Gordon (1968); Búrquez et al. (1992); González-Elizondo y González-Elizondo (1992a, 1992b); González-Elizondo et al. (1993); Laferrière (1994); Casas et al. (1995); DeBano et al. (1995); Felger y Wilson (1995); Fisher et al. (1995); Spellenberg y Bacon (1996); Spellenberg et al. (1996, 1998); Felger et al. (1997, 2001); Estrada-C. et al. (1997); Fulé y Covington (1997); Martin et al. (1998); Búrquez (1998); Reina-G. et al. (1999); Lebgue Keleng (2002, 2005); Enríquez et al. (2003); Estrada-Castillón et al. (2003); García Arévalo y González-Elizondo (2003); García Arévalo et al. (2004); Van Devender et al. (2003, 2005); Vázquez-García et al. (2004); González-Elizondo et al. (2005, 2007, 2009a, 2011); Reina-G. y Van Devender (2005); Herrera-Arrieta y Peterson (2007); García Arévalo (2008); Mathiasen et al. (2008); Herrera-Arrieta et al. (2009); Aragón-Piña et al. (2010); Cortés Montaño (2011) y Fulé et al. (2011, 2012). Aunque enfocadas a la región limítrofe entre México y los Estados Unidos, diversas contribuciones en el trabajo de Webster y Bahre (2001) contienen considerable información sobre la vegetación de la SMO. Sin embargo, debido a la extensión y complejidad de la zona, la información disponible sigue siendo insuficiente. Ejemplo de lo anterior es el re-

ciente descubrimiento de una población de *Pinus maximartinezii* Rzed. (González-Elizondo et al., 2011), a casi cinco décadas de que la especie se conociera solamente del sur de Zacatecas. Por otra parte, los datos que existen actualmente sobre la composición y tipos de vegetación de la región y las estadísticas acerca de la cobertura y uso del suelo varían mucho dependiendo de la escala y la fuente de la que provienen (Anónimo, 1973; Rzedowski, 1978; Brown et al., 1998; Anónimo, 2002; Koleff et al., 2004; González Elizondo et al., 2007).

Datos paleoclimáticos y de cambios en la vegetación para algunas áreas de la SMO han sido registrados por Ortega-Ramírez et al. (1998), Ortega-Rosas et al. (2008a,b) y Metcalfe et al. (2000, 2002); por ejemplo, Ortega-Rosas et al. (2008a) reportan que para Yécora, Sonora, el clima era más fresco y húmedo hace alrededor de 1000 años. En cuanto a las proyecciones de cambio de la vegetación con base en modelos de cambio climático, la Sierra Madre Occidental es considerada por Villers-Ruiz y Trejo-Vázquez (1998) entre las zonas con bosque templado que son más sensibles al cambio; y en general, los bosques de coníferas y encinos son el tipo de vegetación que más superficie perderá (Arriaga y Gómez, 2004; Villers-Ruiz y Trejo-Vázquez, 2004).

En este trabajo se presenta una caracterización de los tipos de vegetación de la Sierra Madre Occidental. La clasificación de las comunidades vegetales ajustada a las características de la región constituye un marco de referencia para conocer, interpretar y valorar a los ecosistemas naturales y puede ser una herramienta de primera mano para la elaboración de diagnósticos, inventarios y descripción de comunidades, así como para la planeación del uso, manejo y conservación de los recursos (González Elizondo et al., 2007).

MATERIALES Y MÉTODOS

La clasificación de las comunidades vegetales de la Sierra Madre Occidental se basa en muestreos llevados a cabo entre octubre de 2007 y noviembre de 2011 en los que se georreferenciaron 140 sitios en los que se registró el tipo de vegetación, las especies dominantes fisonómicamente y variables del medio físico (situación geográfica, elevación, topografía y profundidad del suelo). Lo anterior se complementa con datos recopilados mediante reconocimiento visual en la SMO a lo largo de más de dos décadas. Se llevaron a cabo colectas botánicas y toma de imágenes fotográficas en los sitios muestreados, y posteriormente o in situ la identificación taxonómica de las muestras. Para la elaboración del mapa de vegetación se delimitaron unidades car-

tográficas con base en los datos vectoriales de uso del suelo y vegetación Serie III del Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI) (Anónimo, 2002), verificando con la información de campo así como con datos de literatura para zonas que no fueron visitadas. Los datos taxonómicos y geográficos fueron capturados en una base de datos MS Access de la cual se recuperó la información para verificar o ajustar polígonos con lo que se generó el mapa usando ArcGis 9.3. Mapas digitalizados de climas y de elevaciones se intersectaron con el de vegetación para calcular las proporciones de las diferentes categorías de esas variables ambientales con las de vegetación.

Descripción del área de estudio

La Sierra Madre Occidental es el más largo y continuo de los sistemas montañosos de México: una cadena de cerca de 1160 km de longitud y áreas con más de 200 km de ancho, con las siguientes coordenadas extremas: 30°35'-21°00' N, -109°10'-102°25' W. Más de cincuenta montañas aisladas en el noreste de Sonora, sureste de Arizona y extremo suroeste de Nuevo México constituyen Islas Serranas a las que se conoce como Archipiélago Madrense (Madrean Sky Islands), las cuales representan un puente entre la SMO y las Montañas Rocosas y la Planicie de Colorado.

El límite oriental de la sierra es, hacia su latitud central, la cota altitudinal de 1800 m, donde inicia la transición hacia el Altiplano, mientras que el límite al occidente es muy bajo (300 m) debido al fuerte declive hacia el Pacífico; hacia el norte se consideró un promedio de 1400 m (Fig. 1). Las ramificaciones y serranías aisladas de las SMO hacia el noreste encierran amplios valles intermontanos, como el de Babícora en Chihuahua. La superficie total así considerada es cercana a un cuarto de millón de kilómetros cuadrados (251,648 km^2), cerca de 1/8 del territorio nacional.

Como provincia morfotectónica, la SMO es una de las provincias ígneas silícicas más grandes del mundo y la más grande del Cenozoico. Su cubierta ignimbrítica se estima en la actualidad en ~ 300,000 km^2 (McDowell y Keizer, 1977, citados por Ferrari et al., 2005) o unos 289,000 km^2 (Ferrusquía-Villafranca, 1993). La estratigrafía de la SMO consta de cinco conjuntos ígneos principales, el más antiguo formado por rocas del Cretácico superior-Paleoceno y el más reciente derivado de diferentes episodios del Mioceno tardío, Plioceno y Cuaternario (Ferrari et al., 2005). El levantamiento de la sierra ocurrió en el Oligoceno tardío y el Mioceno medio (hace 25-15 millones de años) y sus capas más recientes, del Plioceno y el Pleistoceno (< 5 millones de años) están constituidas por ignimbritas (principalmente riolitas y tobas) y por basaltos alcalinos.

El macizo de la sierra presenta una orientación NNO-SSE, desde el noreste de Sonora al norte de Jalisco, donde se une con el Eje Neovolcánico. La sierra tie-

ne la forma de una meseta ligeramente inclinada al oriente que ha sido dislocada por fallas y cortada por corrientes que descienden tanto al Golfo de California y el Océano Pacífico, como al Altiplano Mexicano (Morán Zenteno, 2007). Su flanco occidental es sumamente escarpado, con numerosas y profundas hondonadas (llamadas “barrancas” en Sonora y Chihuahua, “quebradas” en Durango y Sinaloa y “cañones” o “barrancas” en Zacatecas y norte de Jalisco), en algunos sitios de más de 1800 m de profundidad. Entre estas destacan las de Urique, El Cobre, Sinforosa y Candameña en Chihuahua; Humaya, Tamazula, San Lorenzo, Piaxtla, Presidio y Baluarte (Durango-Sinaloa); Acaponeta y Mezquital (Durango-Nayarit); y Jesús María o Santiago, Bolaños, Huaynamota y Juchipila (Durango-Zacatecas-Jalisco-Nayarit). La rugosidad del relieve alcanza su mayor expresión en la quebrada del río Mezquital, la cual atraviesa por completo la sierra entre el norte de Nayarit y el sur de Durango, siendo esta la única corriente en la SMO que nace del lado oriental de la sierra y desemboca hacia el Pacífico.

En contraste, las laderas de la vertiente oriental de la SMO son mucho menos abruptas por la gradual diferencia de niveles en su transición hacia el Altiplano (González Elizondo et al., 2007). La sierra tiene una elevación media de 2500 m pero alcanza los 3340 m. Las principales cimas son el Cerro Gordo (3347 m), Barajas (3310 m), Mohinora (3307 m), Huehuento (3262 m) y el cerro de Las Antenas en la Sierra El Epazote (3224 m), todos en Durango a excepción del Mohinora que se localiza al suroeste de Chihuahua.

Los ríos más importantes de la SMO que drenan hacia el Pacífico son el Yaqui, Mayo, Fuerte, Humaya, Presidio, Baluarte, San Pedro-Mezquital y Acaponeta, así como el río Huazamota, que hacia el sur forma parte del río Grande de Santiago, del sistema Lerma-Santiago. Hacia la cuenca del Golfo de México, varias corrientes son afluentes del río Conchos, uno de los principales tributarios del Bravo, mientras que entre los que tienen cuencas endorreicas destacan el Casas Grandes, el Santa María y el Carmen, que desembocan al norte de la sierra en las lagunas de Guzmán, Santa María y Patos, respectivamente, así como el Nazas y el Aguanaval, los dos ríos más importantes de la vertiente interior del país. La SMO funciona como sombra orográfica para la humedad del Pacífico, que llega solo parcialmente al Altiplano y al Desierto Chihuahuense; es además una barrera entre los desiertos Sonorense y Chihuahuense y aporta el agua con la que estos se sustentan.

Climas

Los principales climas de la SMO se presentan en el Cuadro 1. Las claves corresponden al sistema de Köppen modificado por García (1998).

Cuadro 1. Tipos de climas de la Sierra Madre Occidental y superficie que ocupan. Adaptado de Instituto Nacional de Estadística y Geografía (Anónimo, 2003). Conjunto de datos vectoriales de la carta de climas escala 1:1 000 000. Los subíndices $_{0,\ 1,}$ y $_2$ se refieren al cociente de la precipitación media anual/temperatura media anual (P/T). < 43 = w_0, entre 43 y 55 = w_1 y > 55 = w_2.

Clave	Descripción	Área (km^2)	%
Aw_0	Cálido subhúmedo, lluvias en verano. P/T < 43	8,631.74	3.426
Aw_1	Cálido subhúmedo, lluvias en verano. P/T 43-55	5,751.66	2.283
Aw_2	Cálido subhúmedo, lluvias en verano. P/T > 55	3,065.92	1.217
$A(C)w_2(w)$	Semicálido subhúmedo, el más fresco de los semicálidos; lluvias en verano. P/T > 55	273.99	0.109
$(A)C(w_0)$	Semicálido subhúmedo, lluvias en verano. P/T < 43	18,328.75	7.276
$(A)C(w_1)$	Semicálido subhúmedo, lluvias en verano. T del mes más frío < 18 ºC, T media anual 18-22 ºC. P/T 43-55	11,650.31	4.625
$(A)C(w_2)$	Semicálido subhúmedo, lluvias en verano. P/T > 55	5,972.09	2.371
Otros (A)C	Semicálidos subhúmedos	1,387.14	0.551
BS_1hw	Semiseco semicálido. P/T > 22.9	5,729.79	2.276
$BS_1hw(x')$	Semiseco semicálido, porcentaje de lluvia invernal mayor que 10.2% del anual. P/T > 22.9	6,320.53	2.509
$BS_1(h')w$	Semiseco, cálido, temperatura media anual mayor de 22 °C, lluvias en verano. P/T > 22.9	3,274.78	1.3
BS_1kw	Semiseco templado con verano cálido, temperatura del mes más cálido > 18 °C. P/T > 22.9	38,700.08	15.362
$BS_1kw(x')$	Semiseco templado con verano cálido; temperatura del mes más cálido > 18 °C; porcentaje de lluvia invernal mayor que 10.2% del anual. P/T > 22.9	13,134.72	5.214
Otros BS	Secos y semisecos	2,033.73	0.808
$C(w_0)$	Templado subhúmedo. T media anual 12-18 °C, T del mes más frío entre -3 °C y 18 °C. P/T < 43	23,459.04	9.312
$C(w_0)(x')$	Templado subhúmedo con lluvias uniformemente repartidas en el año. T media anual 12-18 °C, T del mes más frío entre -3 °C y 18 °C, T del mes más caliente < 22 °C; precipitación anual 200-1800 mm y precipitación en el mes más seco 0-40 mm. P/T < 43	5,414.17	2.149
$C(w_1)$	Templado subhúmedo con lluvias en verano. T media anual 12-18 °C; precipitación anual 200-1800 mm. P/T 43-55	22,089.06	8.768

Cuadro 1. Continuación.

Clave clima	Descripción	Área (km²)	%
$C(w_1)(x')$	Templado subhúmedo con lluvias uniformemente repartidas en el año. T media anual 12-18 °C, T del mes más frío -3-18 °C, T del mes más caliente bajo < 22 °C; precipitación anual 200-1800 mm y precipitación en el mes más seco 0-40 mm. P/T 43-55	8,070.70	3.204
$C(w_2)$	Templado subhúmedo, lluvias en verano, T media anual 12-18 °C. P/T > 55	14,545.82	5.774
$C(w_2)(x')$	Templado subhúmedo, T media anual 12-18 °C, T del mes más frío entre -3 °C y 18 °C y temperatura del mes más caliente bajo 22 °C; precipitación anual 200-1800 mm y precipitación en el mes más seco de 0 a 40 mm; lluvias en invierno mayores al 10.2% anual. P/T > 55	11,692.36	4.641
$C(E)(w_2)$	Semifrío subhúmedo con lluvias en verano. P/T > 55	18,376.37	7.294
$C(E)(w_2)(x')$	Semifrío subhúmedo con lluvias uniformemente repartidas. P/T > 55	14,532.82	5.769
Otros C(E)	Semifríos	9,212.59	3.657
	TOTAL	251,648.15	100.000

A través de una sección transversal de la sierra, de oriente a poniente, se presentan cuatro zonas climáticas generales: a) climas secos y semisecos (tipo BS), en el piedemonte y estribaciones al oriente, norte y noroeste; b) climas templados y semifríos (C y C(E), respectivamente) en la parte alta y parte media, semisecos hacia la vertiente oriental y subhúmedos hacia la occidental; c) semicálidos (A(C) y (A)C) en la vertiente occidental; y d) cálidos (A) en las partes bajas y cañadas de la SMO. La temporada de lluvias es en verano (w) y en general los climas tienen una marcada estacionalidad anual, a excepción de los que llevan la extensión (x'), la cual indica lluvias uniformemente repartidas durante el año (proporción alta de lluvias en invierno). Los climas A tienen temperatura media del mes más frío superior a 18 °C, y no presentan heladas.

En la parte norte de la SMO así como en las porciones más altas de la zona media y oriental el clima es muy extremoso, con marcada oscilación diaria y anual de temperaturas y con heladas muy severas, tanto por su carácter continental como

por la influencia de vientos boreales ("nortes"), los cuales afectan también a la vertiente oriental de la sierra. En el Archipiélago Madrense las temperaturas mínimas descienden a extremos similares a los que ocurren en las Rocallosas y en la Planicie de Colorado. Por otra parte, los climas de la vertiente occidental de la sierra son más húmedos y menos extremosos.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se describen y cartografían nueve tipos de vegetación y diversas comunidades vegetales (Fig. 2), para los cuales se registra la superficie que ocupan y los intervalos de elevación donde se encuentran en la SMO (Cuadro 2), climas donde se localizan y algunas de las principales asociaciones que los representan. La lista de especies arbóreas y arbustivas de los principales componentes fisonómicos de la vegetación madrense de la SMO (pinos y otras gimnospermas, encinos y madroños), se presentan en el Apéndice 2. Se registran 24 especies de pinos (46% del total nacional), 54 de encinos (34%) y 7 de madroños (100%), lo que corrobora la alta riqueza de especies en la región.

La clasificación de la vegetación es adaptada de la de Rzedowski (1978), un sistema entre cuyas ventajas están la de emplear categorías básicas y excluyentes, lo que permite una relativa facilidad de cartografiado, facilita la subcategorización y también la comparación con otros sistemas usados para el resto del mundo (González Elizondo et al., 2007). Dicho sistema combina criterios fisonómicos, florísticos y ecológicos similares a los del propuestos por la UNESCO (Anónimo, 1973) para clasificar la vegetación del planeta y ha sido adoptado con algunas modificaciones por el INEGI (Anónimo, 2005) y por Challenger y Soberón (2008) en la descripción de los ecosistemas terrestres del país para la obra Capital Natural de México. En el presente trabajo las categorías usadas se refieren a la cubierta vegetal actual. Dado que la clasificación propuesta por Rzedowski está dirigida a la vegetación potencial y es a una escala de país, los enfoques regionales como el presente necesariamente requieren de una adaptación y adiciones de categorías.

Los tipos de vegetación y comunidades reconocidos se agrupan en tres grandes apartados: Madrense, Madrense-Xerófila y Tropical, correspondientes a las afinidades de los componentes de la vegetación que prevalece en las tres ecorregiones terrestres de México de nivel II que confluyen en el área: "Sierras templadas, Sierra Madre Occidental", "Elevaciones semiáridas, piedemonte de la Sierra Madre Occidental" y "Bosques tropicales secos, planicie costera, lomeríos y cañones del

Cuadro 2. Tipos de vegetación y uso del suelo en la Sierra Madre Occidental, con la superficie que ocupan e intervalos altitudinales donde se presentan.

Vegetación o uso del suelo	Superficie km^2	%	Elevación m s.n.m.
REGIÓN MADRENSE			
Bosque de pino	30,152.53	11.982	(1000-)1600-3320
Bosque de pino-encino	76,265.48	30.306	(600-)1250-3200
Bosque de encino	34,616.64	13.756	(340-)1100-2900
Bosque mixto de coníferas	689.27	0.274	1900-3300
Bosque mesófilo de montaña	347.05	0.138	(750-)1600-2350
Chaparral secundario	2,049.41	0.814	2300-3000
Claros en bosque	930.76	0.370	2300-3340
MADRENSE-XERÓFILA			
Bosque bajo abierto	32,062.11	12.741	1450-2500(-2800)
Matorral perennifolio	364.38	0.145	1500-2300
Chaparral	616.97	0.245	1900-2500
REGIÓN XERÓFILA			
Pastizal	10,266.65	4.080	1200-2200
Matorral xerófilo	969.24	0.385	1000-2250
Bosque xerófilo espinoso	88.13	0.035	1800-1900
Pastizal halófilo	83.80	0.033	2000-2200
REGIÓN TROPICAL			
Bosque tropical caducifolio	17,827.60	7.084	200-2000(-2160)
Bosque tropical subcaducifolio	3,950.88	1.570	350-1200
Matorral subtropical	9,999.42	3.974	(300-)500-2050
OTROS			
Cuerpo de agua	512.58	0.204	300-2800
Bosque de galería	84.19	0.033	300-2900
Pastizal inducido	11,485.94	4.564	300-3100
Agricultura	17,928.85	7.124	300-2900
Sin vegetación	77.49	0.031	2100-2900
Asentamiento humano	278.37	0.111	300-2800
Total	251,648.15	100.00%	

Occidente", de acuerdo a la clasificación de la Comisión para la Cooperación Ambiental de América del Norte (CCA) (Anómimo, 1997). Una propuesta preliminar de subregionalización se presenta por González-Elizondo et al. (2012b).

La región Madrense (Brown et al., 1995, 1998; Felger et al., 1997) cubre el macizo de la SMO por encima de los 2200 m en la porción sur de la sierra y desde los 1550 m en la porción norte, mientras que las zonas Semiárida y Tropical se encuentran en las partes bajas y en las zonas circundantes a la SMO. El nombre de región Madrense (o provincia biogeográfica Madro-Cordillerana) ha sido aplicado en sentido muy amplio por diversos autores. En este trabajo se sigue el concepto de Brown (1982, citado en Brown et al., 1998) de "comunidades de elevaciones medias y altas de la Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental y sus estribaciones", aplicado a la Sierra Madre Occidental. Las comunidades de las partes bajas y semiáridas hacia el norte y oriente de la SMO, en ecotonía con las comunidades del altiplano y correspondientes a la ecorregión Altiplanicies Semiáridas de INEGI-CONABIO-INE (Anónimo, 2007), se incluyen aquí en la región Madrense-Xerófila, para realzar la afiliación madrense de sus elementos (bosques bajos abiertos de pino y encino, matorrales de táscate y chaparrales). Las comunidades xerófilas del altiplano (pastizales, matorrales) son mencionadas únicamente por presentar ecotonías con la vegetación Madrense-Xerófila.

La mayor parte de las comunidades vegetales de la SMO son de tipo zonal, determinadas por el clima. A escalas más finas, existen algunas cuya existencia depende de factores geomorfológicos o edáficos, entre las que destacan las ciénegas de bajíos inundables y las cimas de altas montañas, así como una parte de los bosques de *Pinus lumholtzii*, los que se desarrollan sobre afloramientos de roca blanquecina muy intemperizada, denominados "calichales" aunque su pH es ácido. Ciertos suelos rojizos muy ácidos (pH hasta 4.0) derivados de roca volcánica hidrotérmicamente alterada (*gossans*, Goldberg, 1982) presentan encinares bajos o bosques de pino-encino rodeados de bosque tropical caducifolio sobre suelos no alterados, como registran Van Devender et al. (2005) para Sonora, entre 820 y 920 m s.n.m. Situaciones similares ocurren en partes medias y bajas del declive occidental de la sierra en Durango y Zacatecas.

El término asociación se refiere a comunidades vegetales con dos o más especies dominantes fisonómicamente, mientras que consociación aplica para las comunidades con una sola especie dominante. La superficie que ocupa la vegetación y usos del suelo y los intervalos altitudinales donde se desarrollan se presentan en el Cuadro 2.

I. REGIÓN MADRENSE

Se ubica en el macizo de la sierra y serranías al noroeste, desde los 1550 m en la porción norte de la sierra y por encima de los 2200 m en la parte sur, aunque

algunas especies termófilas de pino y encino bajan a menores elevaciones. Los climas son templados y semifríos en la parte alta y la vertiente oriental de la sierra y templado-semicálidos y subhúmedos en la vertiente occidental. Incluye una zona en la que el clima es menos extremo, templado subhúmedo y las especies que la componen presentan distribución hacia el sur. Esta zona se localiza en la vertiente occidental de la sierra, entre los 1100 y 2300 m en una franja entre la zona Madrense s.s. y las comunidades de bosque tropical y en ecotonía con estas, a la que se denomina aquí Madrense Tropical. Aunque sus tipos de vegetación son los mismos que los de la región Madrense en partes más elevadas (bosques de pino, pino-encino y mixtos de coníferas), las especies que los componen son diferentes (Ver Apéndice 2).

I. 1. Bosque de pino

Cubre 12% de la superficie de la SMO, entre los (1000-)1600 y los 3320 m s.n.m., con la principal zona por encima de los 2300 m, sobre roca ígnea. Se presenta en diversas variantes y diferentes condiciones ambientales, en climas templados y templado-semifríos, desde semisecos a húmedos. El elemento común en estas comunidades es la dominancia fisonómica de especies de *Pinus* (80% o más). La estructura de tales bosques varía de simple, con una sola especie dominante, a veces con solo un estrato arbóreo, uno herbáceo y otro rasante, hasta la estructura compleja de bosques de sitios con clima subhúmedo con varias especies de pino y a veces de otros géneros, dos estratos arbóreos además de arbustivo, herbáceo y rasante, con hemiparásitas y epífitas. Tanto en los bosques de pino como en los de pino-encino predominan en el estrato herbáceo especies de las familias Asteraceae y Poaceae. Las poáceas dominantes son perennes, de talla mediana, generalmente amacolladas. El género *Muhlenbergia* está particularmente bien representado, así como *Schizachyrium*, *Piptochaetium fimbriatum*, *Aristida*, *Bouteloua*, *Heteropogon* y *Elyonurus*.

Algunas asociaciones o consociaciones de bosque de pino son las siguientes:

Hacia la porción norte de la sierra los pinos dominantes son *P. arizonica*, con frecuencia formando masas puras hasta los 2700 m s.n.m o asociado con *Pinus engelmanii* y *P. strobiformis,* los cuales lo substituyen en sitios con mayor humedad ambiental. En Chihuahua, entre 2200 y 2300 m, hay bosques más o menos densos de *Pinus arizonica, P. durangensis, P. lumholtzii* y *Pinus* sp. Más al sur, en Durango, *P. arizonica* se asocia con *P. teocote* y *Arbutus* spp. Sobre laderas pedregosas con suelo pobre *Pinus teocote* puede ser abundante y a veces forma masas puras.

Pinus cooperi es una especie endémica a la SMO, abundante en valles intermontanos. Forma masas puras alrededor de bajíos con suelo profundo y drenaje pobre, entre los 2400 y 2750 m, desde el centro de Chihuahua hasta el sur de Durango y

noreste de Nayarit (con frecuencia es registrado como *P. arizonica*). En el estrato arbustivo estos bosques pueden presentar *Juniperus deppeana*, *Arctostaphylos pungens* y/o encinilla (*Quercus striatula*), un arbusto enano indicador de perturbación por fuego. *Pinus cooperi* a veces se acompaña o es substituido por *P. leiophylla* (González Elizondo et al., 2007). *Pinus leiophylla* puede ser monodominante o mezclarse con *P. cooperi* en alrededores de bajíos; hacia las laderas la diversidad de especies leñosas se hace más compleja, combinándose con encinos, principalmente *Q. sideroxyla*.

A mayores elevaciones, hasta los 3320 m, en mesas y cimas de cerros altos (Gordo, Barajas y Mohinora) se presenta una variante identificada tentativamente como *Pinus* aff. *cooperi*.

Bosques muy abiertos de *Pinus chihuahuana, P. lumholtzii* y *Juniperus durangensis* se conocen de Chihuahua y Durango. En la vertiente oriental, más seca, se presentan bosques abiertos de pino real o pino apache (*P. engelmannii*), a veces en ecotonía con los bosques bajos abiertos. El pino chino, *Pinus chihuahuana*, es abundante en laderas secas y rocosas en la periferia de los bosques de *P. engelmannii* o en ecotonías con los bosques bajos abiertos.

Bosques de pino triste (*Pinus lumholtzii*) son característicos de afloramientos de toba o riolita hidrotérmicamente alterados y muy intemperizados, con suelos muy someros, ácidos. Se desarrollan especialmente sobre collados y laderas con influencia de fuertes corrientes de aire desecante. Son comunidades muy abiertas, donde además del pino triste destacan *Quercus* spp. (*Q. jonesii*, *Q. radiata*, *Q. rugosa* y/o *Q. urbanii*), *Arbutus bicolor* y/o *A. madrensis*, *Juniperus durangensis* y/o *J. deppeana*, *Arctostaphylos pungens*, a veces otras especies de pino como *P. teocote* y *P.* cf. *arizonica*. Hacia el sur de la sierra *P. lumholtzii* se asocia también con *P. chihuahuana*. Otras comunidades de *P. lumholtzii* existen sobre laderas suaves con suelos profundos y con abundante hojarasca, por ejemplo en el occidente de Durango y oriente de Sinaloa, entre los 1900 y 2000 m. Estas comunidades son más densas y en ellas se desarrollan también otros pinos y encinos con *Arbutus tessellata*.

En partes altas de la vertiente occidental de la sierra *Pinus durangensis* forma masas puras sobre laderas con escasa pendiente y clima relativamente húmedo. En condiciones favorables este árbol llega a alcanzar hasta 42 m de alto y más de 1 m de diámetro troncal. Entre los elementos que se asocian están *P. arizonica*, *P. teocote* y *P. leiophylla*.

En cañadas húmedas *Pinus strobiformis* es el pino más común, principalmente en suelos húmedos y bien drenados.

En la Subregión Madrense Tropical de la vertiente occidental de la SMO se desarrollan bosques de *P. durangensis*. En partes más bajas (< 2400 m) y menos frías hay comunidades muy variables en composición y densidad, en donde son comunes *P.*

yecorensis, *Pinus oocarpa, P. luzmariae, P. devoniana, P. douglasiana, P. lumholtzii, P. herrerae* y/o *P. maximinoi*. Entre 1600 y 2100 m existen comunidades de pino y madroño con *Pinus devoniana, P. maximinoi, P. herrerae, P. lumholtzii, P. oocarpa, Arbutus tessellata, A. madrensis* y *A. xalapensis* (González Elizondo et al., 2007). Hacia sus límites inferiores estas comunidades se substituyen por bosques casi puros de *P. oocarpa*.

I. 2. Bosque mixto de coníferas

Cubre menos de 0.3% del área en manchones aislados entre los 1900 y 3300 m, particularmente en las partes altas, así como en la vertiente occidental de la sierra, sobre roca ígnea. Los climas van de templados subhúmedos a semifríos húmedos, o menos húmedos en cuyo caso estos bosques se localizan en cañadas y laderas expuestas al norte donde la sombra orográfica protege de los vientos secos y de la insolación y mantiene bajas temperaturas y alta humedad a nivel local.

Están dominados fisonómicamente por coníferas de los géneros *Abies, Pseudotsuga* y/o *Picea*, con frecuencia con pinos y encinos. Destacan los oyameles o cahuites (*Abies durangensis*) y los pinabetes o cahuites (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* y *Pinus strobiformis*). Usualmente se combinan con encinos y otras angiospermas como *Arbutus bicolor, A. madrensis, Alnus* y *Cornus*. En el estrato arbustivo hay *Arbutus occidentalis* (madroño enano), *Ceanothus*, *Ribes*, *Rubus*, *Vaccinium* y *Pernettya* (González Elizondo et al., 2007).

Bosques de *Picea chihuahuana* se conocen desde Chihuahua al sur de Durango pero están reducidos a pequeñas poblaciones restringidas a cañadas ribereñas. Esta especie es de distribución geográfica muy restringida, relictual, endémica a la Sierra Madre Occidental (Jaramillo-Correa et al., 2006; García Arévalo, 2008). De distribución previa más amplia cuando las condiciones ambientales de mayor humedad y temperaturas relativamente bajas prevalecían en buena parte de México, hace unos 9000 años, casi desapareció del área (Gordon 1968; Wehenkel y Saenz-Romero, 2012). Actualmente se conoce de rodales muy pequeños en cañadas húmedas en Chihuahua y Durango entre 2300 y 2850 m de altitud.

En lugares fríos en Sonora se presentan *Abies concolor, A. durangensis* y *Pseudotsuga menziesii*, el primero alcanzando ahí su límite austral de distribución y los otros con distribución amplia en la SMO. Una especie de área mucho más reducida es *Abies neodurangensis*, conocida solamente de la vertiente occidental de la sierra en Durango a menores elevaciones que *A. durangensis*.

Restringidos a cañadas o laderas con alta humedad ambiental se presentan cipreses: *Cupressus* (*Hesperocyparis*) *arizonica* en el norte del área y *C. lusitanica* desde el este de Sonora y occidente de Chihuahua hasta Jalisco.

Entre las angiospermas que forman parte de bosques mixtos destacan los encinos *Quercus sideroxyla* y *Q. rugosa*, álamo temblón (*Populus tremuloides*), fresnos (*Fraxinus* spp.) y capulín (*Prunus serotina*). Felger y Johnson (1995) registran para bosques mixtos del extremo norte de la sierra a *Quercus gambelii* y a *Acer grandidentatum* y al alamillo *Alnus oblongifolia* en cañadas ribereñas. Estos mismos autores citan para el noreste de Sonora y noroeste de Chihuahua bosques mixtos de coníferas por encima de los 2130 m, y Martin et al. (1998) los reportan para la parte alta de la cuenca del Río Mayo.

En toda la SMO *Pseudotsuga menziesii* llega a encontrarse dentro de los bosques de pino o de pino-encino en áreas localizadas, sobre todo en sitios con alta humedad, con exposición al norte o en cañadas con arroyo, de manera que no existe una línea divisoria entre estas comunidades y el bosque mixto de coníferas.

I. 3. Bosque de pino-encino

Es el tipo de vegetación dominante en la SMO, cubriendo un 30% de la superficie. Se encuentra principalmente entre los 1250 y los 3200 m de elevación pero algunas comunidades descienden hasta los 600 m sobre la vertiente occidental de la Sierra; en la vertiente oriental las más bajas inician a partir de los 2300 m. Otras de menores elevaciones son de clima seco y se describen bajo bosque bajo abierto. Los climas van de semifríos húmedos y templado subhúmedos en todas sus variantes de humedad hasta semicálidos subhúmedos.

Entre sus componentes destacan árboles de *Pinus* y de *Quercus*. Dada la amplia diversidad de ambientes donde se presentan este tipo de bosques y el hecho de que muchas especies de esos géneros muestran preferencias ecológicas similares, estos bosques están representados por asociaciones muy diversas, en todos los grados intermedios entre el pinar puro y el encinar puro, razón por la cual muchos autores funden en sus estudios a los bosques de *Pinus* y los de *Quercus* (Rzedowski, 1978), por ejemplo Rzedowski y McVaugh (1966) y Challenger y Soberón (2008). La composición y las proporciones de las especies varían dependiendo de diversos factores ambientales y para el estrato arbóreo se registran desde dos hasta nueve especies (Márquez-Linares y González-Elizondo, 1998; Márquez Linares et al., 1999).

Algunos ejemplos de bosque de pino-encino de la SMO son los siguientes:

Hacia el norte, los pinos dominantes son los ya mencionados para el bosque de pino, combinados con encino. Destacan *P. arizonica* y *P. engelmanii* o, en sitios con mayor humedad ambiental, *P. strobiformis*. Entre los encinos, en el norte son comunes *Q. rugosa* y *Q. gambelii*. En áreas de mayor humedad ambiental *P. duran-*

gensis. En Sonora, la cima de la Sierra de La Madera presenta *Pinus arizonica, P. engelmannii, P. chihuahuana, Quercus arizonica* y *Q. hypoleucoides*.

Otras asociaciones en climas semifríos son las de *Pinus teocote*, *P. leiophylla*, *P. cooperi*, *P. durangensis* y/o *P. strobiformis* con *Quercus rugosa*, *Q. sideroxyla* y/o *Q. crassifolia*. En Chihuahua y Durango, están los de *Pinus chihuahuana, P. arizonica, Quercus rugosa, Q. durifolia, Juniperus deppeana* y *Arbutus* spp. En condiciones de mayor humedad ambiental se presentan ailes o alisos (*Alnus jorullensis* y *A. acuminata*), capulín (*Prunus serotina*), alamillo o álamo temblón (*Populus tremuloides*) y cahuites (*Pseudotsuga* y *Abies*). En el estrato arbustivo están el táscate (*J. deppeana*), la manzanita (*A. pungens*), el madroño enano (*Arbutus occidentalis*) y especies de *Ceanothus*, *Ribes*, *Rubus*, *Vaccinium* y *Pernettya*.

Los madroños son comunes, particularmente *Arbutus bicolor* y *A. madrensis* en climas templados y fríos, *A. arizonica* en los templados semisecos, *A. tessellata* en los templado-cálidos y *A. xalapensis* en los templado húmedos, además del madroño enano *A. occidentalis* en bosques semifríos. Entre los táscates o cedros el más común es *Juniperus deppeana*, aunque también se presentan *J. flaccida* (en climas templado cálidos), *J. durangensis* (en sitios con sequía edáfica), además de *J. blancoi* var. *mucronata* y *J. scopulorum* en el norte del área.

Pinus cooperi y/o *Pinus leiophylla* con *Q. sideroxyla* y/o *J. deppeana, Arbutus madrensis*, *A. arizonica, A. bicolor* o *Populus tremuloides* se asocian en los alrededores de bajíos y partes bajas de laderas entre 2380 y 2900 m .

Sobre collados o parteaguas, laderas y mesas entre 2500 y 2700 m *Pinus teocote* se acompaña de *P. arizonica, P. engelmannii, P. leiophylla, Quercus sideroxyla, Q. arizonica, Q. mcvaughii, Q. laeta* y madroños como *Arbutus madrensis, A. arizonica* y *A. tessellata*. En áreas relativamente secas se presentan *Quercus arizonica*, *Q. emoryi* y *Q. durifolia,* con frecuencia combinados con *Pinus engelmannii* o con *P. teocote*. Los nombres de *Quercus laeta* y *Q. arizonica* se aplican a un complejo de encinos blancos que es todavía pobremente entendido desde el punto de vista taxonómico, el cual presenta un marcado polimorfismo, fuerte introgresión y una gran amplitud ecológica.

En laderas con escasa pendiente y valles intermontanos en elevaciones medias se registran: a) *Pinus durangensis, Q. rugosa* y *Q. sideroxyla* con *Arbutus madrensis, A. arizonica* y escasos *Alnus* y *Prunus*; en algunos sitios se asocian también *P. leiophylla*, *P. ayacahuite* y *A. tessellata*. b) *Quercus rugosa*, *P. teocote, P. ayacahuite, Pinus* sp., *Arbutus bicolor* con *Cupressus, Q. mcvaughii* y *A. arizonica*. c) *Quercus rugosa, Q. sideroxyla, Cupressus* y *P. ayacahuite* con *Arbutus bicolor, Pseudotsuga, Fraxinus, Pinus durangensis* y *Pinus discolor*. d) *Quercus crassifolia,*

Arbutus bicolor, P. teocote con *Pinus durangensis, Q. sideroxyla, P. ayacahuite, Arbutus arizonica, Cupressus, Q. rugosa, Garrya.*

Hacia el declive oriental *Quercus durifolia* es abundante en sitios con suelo profundo y escasa pendiente (mesas y bajíos) entre 1900 y 2600 m, con *Pinus cooperi, P. leiophylla* o *P. engelmannii* o formando encinares puros.

Pinus discolor se conoce desde el Archipiélago Madrense y el norte de la sierra hasta el centro de Durango, en poblaciones más bien pequeñas y disyuntas.

En Chihuahua y el norte de Durango entre los 2280 y 2400 m se localiza *Quercus tarahumara*, un encino roble de distribución restringida que crece principalmente sobre suelos someros, hidrotérmicamente alterados.

Hacia el este de Sonora existen bosques con *P. engelmannii, P. yecorensis, P. chihuahuana* y *P. herrerae* y varias especies de *Quercus*: *Q. arizonica, Q. chihuahuensis, Q. durifolia, Q. hypoleucoides*, *Q. jonesii*, *Q. oblongifolia* y *Q. toumeyi*, con ocasionales *Juniperus deppeana*, *Arbutus* sp. (Van Devender et al., 2003; Ortega-Rosas et al., 2008a) y *Juniperus blancoi* var. *mucronata*. En Chihuahua, entre 2000 y 2300 m en el Parque Nacional Cascada de Basaseachi se combinan en diversas asociaciones: *Pinus chihuahuana*, *P. durangensis*, *P. engelmannii*, *P. herrerae*, *P. strobiformis*, *Q. jonesii*, *Q. mcvaughii*, *Q. rugosa*, *Cupressus lusitanica, Arbutus arizonica, A. xalapensis, Arctostaphylos pungens* y *Comarostaphylis polifolia*. Más al sur, *Pinus durangensis* convive con *Quercus sideroxyla* y/o *Q. rugosa, P. strobiformis* y algunas de las especies mencionadas en el párrafo anterior.

En la Sierra Fría, en Aguascalientes, se asocian *Pinus leiophylla, Quercus jonesii* y *Quercus eduardii* en comunidades abiertas.

En sitios de suelo muy somero y afloramientos de toba o riolita intemperizados son comunes asociaciones de pino triste (*Pinus lumholtzii*) con cucharillo o encino roble (frecuentemente *Quercus radiata*, a veces *Q. urbanii* y/o *Q. rugosa*) o con *Q. jonesii*. Entre los elementos arbustivos destacan la manzanita (*A. pungens*), el cedro chino (*Juniperus durangensis*) y el madroñito (*Comarostaphylis polifolia*). En el mismo tipo de hábitat, sobre la vertiente oriental de la sierra puede desarrollarse una asociación de *Quercus jonesii* con *Pinus teocote* y *P. chihuahuensis*, o con *P. lumholtzii*, *Q. laeta, Arbutus* y *Crataegus* (ej. al E de Topia, entre 2000 y 2100 m).

En la subregión Madrense Tropical, entre 1400 y 2400 m, se presentan *Pinus oocarpa, P. douglasiana, P. devoniana, Pinus herrerae, P. maximinoi, P. lumholtzii, P. luzmariae, Quercus crassifolia* y otras especies termófilas de *Quercus*, así como *Arbutus tessellata, A. madrensis* y/o *A. xalapensis*. Ocasionalmente, especies de la vertiente interior, como *P. engelmannii* y *P. leiophylla* también se encuentran presentes. En Chihuahua, entre 1900 y 2000 m existen *Quercus viminea, Q. arizonica,*

Pinus douglasiana, P. engelmannii, P. maximinoi, *Arbutus arizonica* y *A. tessellata*, mientras que entre 1700 y 1800 m, en cañadas húmedas, están *Pinus durangensis* y *Quercus hypoleucoides* con *Tilia* y *Abies*.

En sitios con alta humedad ambiental se desarrollan bosques de encino-pino intermedios con el bosque mesófilo, destacando *Pinus maximinoi, P. devoniana, P. pseudostrobus* y/o *P. herrerae, Quercus candicans, Q. splendens* y *Q. subspathulata, Q. scytophylla, Q. crassifolia, Q. viminea* (encino duraznillo, cusi saucillo), *Prunus serotina* y *Arbutus xalapensis*. *Pinus maximinoi* es abundante en laderas y cañadas mientras que *P. herrerae* es común en mesas y en partes altas de las laderas. *Alnus, Garrya* y *Cornus* son componentes de los bosques mixtos en sitios con mayor humedad ambiental (González Elizondo et al., 2007).

En el sur de Sinaloa, entre 1600-1700 m, existe bosque de encino-pino de *Quercus subspathulata* y *Pinus oocarpa*, con *Befaria mexicana* (Carrillo-Reyes et al., 2003). También en Sinaloa, en elevaciones alrededor de 2000 m, se encuentran *Pinus herrerae, P. maximinoi, P devoniana*, con *Quercus* spp. y *Arbutus tessellata.*

En Jalisco, a 1700 m, se registran *Quercus resinosa* Liebm., *Quercus praineana* Trel. y *P. oocarpa*. Entre los elementos leñosos y rosetifolios de bosques de pino-encino de influencia tropical en Jalisco se registran *Comarostaphylis glaucescens* (Kunth) Zucc. et Klotz., *Agarista mexicana* (Hemsl.) Judd var. *pinetorum* (Standl. et Wms.) Judd, *Acacia pennatula* (Schltdl. et Cham.) Benth., *Dodonaea viscosa* Jacq. y *Clethra rosei* Britton (Carrillo-Reyes et al., 2003).

De interés biogeográfico por incluir a *Pinus maximartinezii* son dos comunidades, una al sur de Durango y otra al sur de Zacatecas, en las que *Quercus resinosa* Liebm. y *Pinus lumholtzii* se acompañan de *P. maximartinezii, Q. chihuahuensis* Trel., *Q. praeco* Trel., *Fraxinus* aff. *velutina* Torr., *Arbutus tessellata* Sorensen y, en cañadas, *Quercus gentryi* C.H. Muller.

I. 4. Bosque de encino

Engloba a una amplia gama de comunidades de composición florística, estructura y afinidades ecológicas muy diferentes, cuyo rasgo común es la dominancia de especies arbóreas de *Quercus* (Rzedowski, 1978). Cubre casi 14% de la superficie de la SMO, desde los 340 m s.n.m. sobre lomeríos rodeados por bosque tropical caducifolio, hasta los 2900 m en zonas frías de la sierra. Climas: templado subhúmedo, semicálido subhúmedo y semiseco templado con temperaturas medias anuales de 12 a más de 18 °C, precipitación anual promedio entre 700 y 1700 mm. La época seca va de 0 a 9 meses.

Los encinares en la SMO están representados por tres tipos principales: a) los de bosque bajo abierto (descritos bajo el ecosistema Madrense xerófilo), b) los de cli-

mas templados en el macizo de la sierra; y c) los bajos y abiertos de afinidad tropical. Muchas de las comunidades representadas en el mapa de vegetación como bosque de encino corresponden a comunidades de bosque bajo abierto de clima semiárido o a las comunidades de bajas elevaciones intercaladas entre la vegetación tropical.

Destacan las siguientes asociaciones de bosque de encino:

Quercus sideroxyla y/o *Q. rugosa*, desde los (1700-) 2000 hasta los 2900 m. *Quercus rugosa* llega a formar comunidades puras en sitios con alta humedad ambiental o se asocia con otros encinos y con pinos. *Quercus sideroxyla* se desarrolla en bajíos, cañadas y laderas de escasa pendiente, por lo general sobre suelos profundos. En bosques húmedos en climas más fríos *Q. sideroxyla* y *Q. rugosa* pueden comportarse como perennifolias. *Quercus durifolia* llega a formar encinares puros en sitios más o menos planos, entre 1900 y 2600 m.

Otras especies de encino que son abundantes hacia el declive occidental de la Sierra Madre, ya sea en bosques de encino o en bosques mixtos están *Quercus fulva* (1900 a 2400 m); *Q. mcvaughii* (2100 a 2700 m) y *Q. scytophylla* (1700 a 2700 m). *Quercus laeta*, un encino blanco, es uno de los encinos con mayor tolerancia ecológica. Se desarrolla desde los 1400 hasta los 2700 m particularmente en la vertiente occidental y en el sur de la SMO, a veces como dominante en encinares o en bosques mixtos.

En la zona Madrense Tropical, entre 1500 y 2800 m hay encinares subcaducifolios con características similares a las del bosque mesófilo donde destacan *Quercus candicans, Q. crassifolia, Q. diversifolia, Q. scytophylla* y *Clethra* spp. Alcanzan una altura de 20 a 25 m y presentan abundantes epifitas, principalmente del género *Tillandsia* y orquídeas.

Otros encinares del declive hacia el Pacífico forman una franja de transición entre los bosques de coníferas o de pino-encino y los bosques de tipo tropical: el encino duraznillo (*Q. viminea*) es dominante en encinares y en bosques mixtos entre 1400 y los 2510 m. Entre 1400 y 2200 m, en clima cálido subhúmedo, se desarrollan bosques de *Q. subspathulata*. En áreas intermedias con el bosque tropical caducifolio están *Quercus* cf. *castanea* (1500 a 1700 m), *Q. diversifolia* (1400 a 1700 m) y *Q. gentryi* (1400 a 2100(-2600 m)).

Los encinares de las partes más bajas de la vertiente occidental (340 a 1400 m) incluyen muchas especies termófilas y por lo general ocupan partes altas adyacentes a los bosques tropicales. *Quercus albocincta* es el que se desarrolla a menores elevaciones, seguido por *Q. chihuahuensis* y *Q. tuberculata*. Hacia el sur de la sierra, sobre suelos pedregosos en Aguascalientes, Zacatecas, norte de Jalisco y sur de Durango, destacan los bosques bajos, por lo general abiertos, de árboles de hoja

decidua como los robles (*Q. magnoliifolia* y *Q. resinosa*), a veces con *Q. eduardii* y *Q. viminea*. Muchas de estas comunidades están siendo substituidas por matorrales de *Dodonaea*. En sitios abiertos y secos se localiza un encino blanco (*Quercus* cf. *chihuahuensis*). De los 1150 m de elevación hacia arriba se encuentran también *Q. jonesii* y *Q. laeta*, ya sea en encinares puros o en bosques mixtos con *Pinus oocarpa, P. lumholtzii* o *P. luzmariae*. Los encinares caducifolios de la vertiente occidental llegan a presentar abundantes orquídeas epífitas, entre las que destaca *Laelia speciosa*.

Los encinares de climas semisecos con *Quercus oblongifolia, Q. emoryi, Q. chihuahuensis, Q. grisea, Q. arizonica* y *Q. eduardii* se discuten con el Bosque bajo abierto.

I. 5. Bosque mesófilo de montaña

Cubre apenas 0.14% de la superficie de la sierra, sobre la vertiente occidental, en elevaciones entre los 1000 y los 2350 m, con unos pocos manchones hasta los 700 m. Clima templado húmedo y templado subhúmedo en su variante de mayor humedad así como semicálido subhúmedo; durante la mayor parte del año la humedad ambiental es muy alta ya sea por lluvia o por condensación de neblinas; libres de heladas o con ligero descenso de 0°. Se restringe a cañadas, laderas suaves y pequeños valles en sitios protegidos, donde persiste la humedad proveniente del Pacífico.

Forman manchones pequeños y muy localizados y a veces es difícil separarlos de otros bosques húmedos, particularmente de algunas comunidades de pino-encino y bosques mixtos de coníferas. Al igual que los encinares, los bosques mesófilos difieren ampliamente en composición florística y estructura, pero en general son muy ricos en diversidad biológica y en complejidad estructural (Rzedowski, 1978). En términos comparativos con otros bosques mesófilos de México, denominados también bosques húmedos de montaña (Villaseñor, 2010), los de la SMO son estructuralmente menos complejos.

Entre sus elementos característicos o indicadores están el corpo o magnolia (*Magnolia pacifica* A. Vázquez subsp. *tarahumara* A. Vázquez) en Sinaloa y Durango, *Styrax ramirezii*, cedro (*Cedrela odorata*), guapaque (*Ostrya virginiana*), tilo (*Tilia americana* var. *mexicana*) y Lauráceas como los aguacatillos (*Persea liebmannii, P. podadenia*), *Nectandra,* y otras. Entre los encinos destacan *Q. candicans, Quercus crassifolia, Q. castanea*, *Q. rugosa, Q. scytophylla* y *Q. splendens*. Otras especies que se comparten con bosques templados húmedos de la SMO son el madroño (*Arbutus xalapensis*), palo prieto (*Garrya laurifolia*), *Cornus disciflora*, *C. excelsa*, laurel (*Litsea glaucescens*), *Litsea* spp., madroños de agua (*Clethra* spp.), capulín

(*Prunus* sp.), *Peltostigma pteleoides, Ilex quercetorum*, *I. tolucana*, huencho (*Cleyera integrifolia*), y la palma *Brahea aculeata*. Con frecuencia participan también coníferas como *Pinus maximinoi*, *P. devoniana*, *P. douglasiana*, *P. herrerae*, *P. strobiformis*, *P. durangensis*, *Abies neodurangensis* o *Pseudotsuga menziesii*. Como árboles más bajos se presentan *Agonandra racemosa*, *Aralia* sp., *Oreopanax echinops, O. peltatus, Cercocarpus macrophyllus* y *Ternstroemia* spp., mientras que en el estrato arbustivo destacan *Coriaria, Triumfetta, Cornus, Rhus* y *Monnina*.

Los bosques mesófilos de distribución más boreal en México son los de la Sierra de Las Ventanas (Durango-Sinaloa). Aunque este tipo de vegetación no alcanza la latitud de Sonora y Chihuahua, varios de sus elementos llegan a esas latitudes. Por ejemplo, Van Devender et al. (2010) registran haya (*Cinnamomum hartmannii*), laurel cimarrón (*Persea podadenia*), magnolia (*Magnolia pacifica* subsp. *tarahumara*), papaya cimarrona (*Oreopanax peltatum*) y cortopico (*Drypetes gentryi* Monach.). Bosques intermedios entre el mesófilo y el mixto de coníferas se conocen de Chihuahua (Madera, Ocampo) entre los 2400 y 2500 m, en donde *Abies, Pinus* y *Pseudotsuga* se mezclan con *Acer, Tilia, Arbutus* y *Quercus*.

En Durango y Sinaloa *Ostrya virginiana* se combina con *Tilia, Quercus, Pinus maximinoi, Ilex, Oreopanax* y *Arbutus xalapensis*. El cedro (*Cedrela odorata*) se registra desde bajas elevaciones hasta los 2100 m, creciendo cerca de *Abies neodurangensis*. En algunas cañadas *Tilia* es el árbol dominante, con escaso *Quercus scytophylla*. En el estrato arbustivo destacan *Rhamnus betulaefolia* y *Oreopanax echinops*. En sitios cercanos *Q. scytophylla* pasa a ser dominante, con abundantes epífitas como *Tillandsia*, líquenes y hemiparásitas colgantes gigantes como *Phoradendron* y *Cladocolea*. En Sinaloa se presenta también álamo o aliso (*Platanus gentryi*) y nogal (*Juglans major*), mientras que en la región de barrancas del sur de Zacatecas y norte de Jalisco *Magnolia pugana* alcanza a entrar a la SMO.

Los bosques mesófilos de las barrancas del sur de Durango y Zacatecas, noreste de Nayarit y sureste de Sinaloa (Huajicori, Sierra del Nayar y Sierra San Pedro) presentan un buen nivel de conservación y buena continuidad en la cobertura, con árboles como el carpo (*Carpinus caroliniana*), mimbre pasilla (*Cornus disciflora*), magnolia (*Magnolia pacifica*) y guapaque (*Ostrya virginiana*), entre otras. El estrato arbóreo inferior (10- 17 m de altura) está representado principalmente por mameyito (*Saurauia serrata*), guayabillo (*Clusia salvinii*), malvaste (*Clethra rosei*) y encino (*Quercus castanea*) (Baab et al., 2010).

Para el norte de Jalisco Luquín et al. (2004) citan a *Oreopanax peltatus*, *Abies durangensis, Ilex rubra, Cornus disciflora, Clethra rosei, Quercus laurina, Q. crassifolia* y *Q. obtusata*.

I. 6. Otras comunidades

I. 6. 1. Chaparral secundario

Los chaparrales de la SMO son matorrales usualmente muy densos, cuyos elementos dominantes son arbustos esclerófilos, perennifolios, como la manzanita o pingüica (*Arctostaphylos pungens*) y/o el charrasquillo (*Quercus depressipes*), acompañados de *Garrya wrightii* y otros elementos cuyas hojas coriáceas les confieren resistencia a los vientos desecantes y a incendios de baja intensidad. Estos chaparrales pueden representar vegetación primaria o secundaria. Los de tipo primario se describen para la subregión Madrense Xerófila; sin embargo, dentro del macizo de la sierra existen chaparrales sobre afloramientos rocosos intemperizados o en laderas y collados afectados por vientos intensos y desecantes, los cuales pudieran también representar chaparrales primarios.

Los chaparrales de tipo secundario se presentan en el macizo de la SMO entre los 2300 y 3000 m s.n.m. Se desarrollan en climas templados y templado semi-fríos, en sitios donde el bosque ha sido eliminado o reducido, siendo con frecuencia favorecidos por fuego o por desmontes. A veces persisten individuos relictuales de la vegetación de bosque que fue substituida (usualmente pinos). La cuantificación de poco más de 0.8% de la superficie de la SMO para los chaparrales secundarios representa muy probablemente una cifra subestimada debido a que con frecuencia estas comunidades cubren superficies relativamente pequeñas que no se registran a la escala de 1:250 000 a la que los datos fueron analizados en este trabajo.

Por su fisonomía, el chaparral madrense presenta similitud con el chaparral de Baja California y el extremo suroeste de Estados Unidos, pero difiere en aspectos florísticos, en su respuesta al fuego y en el tipo de clima en el que se desarrolla: templado con lluvias en verano en la SMO vs mediterráneo con verano seco y lluvias en invierno. Una comparación entre los chaparrales mexicanos de clima no-mediterráneo con chaparrales de clima mediterráneo en otras partes del mundo (Valiente-Banuet et al., 1998) revela más similitudes que diferencias entre estos; en el mismo trabajo se concluye que tanto las características de los chaparrales mexicanos (a los que denominan *mexical*), como su distribución a lo largo de los flancos a sotavento de las montañas de México, apoyan la hipótesis del origen Madro-Tetiano propuesta por Axelrod (1975). Axelrod (1958) ya había hecho notar la estrecha relación entre los chaparrales californianos y los del centro de Arizona.

Así, el chaparral madrense presenta tanto similitudes como diferencias con los de tipo mediterráneo. Las discrepancias se aprecian particularmente en sus adaptaciones al fuego, ya que la estrategia del principal componente del chaparral ma-

drense y del chaparral mexicano no-mediterráneo en general (*A. pungens*) es una abundante producción de frutos y dispersión mediante diferentes mecanismos (Márquez Linares et al., 2005, 2006), mientras que los arbustos del chaparral californiano se dividen en tres grupos por sus estrategias de regeneración post-fuego (Cowan y Ackerly, 2009), siendo común la regeneración por rebrote; aunque *A. pungens* también llega a formar parte del chaparral californiano, en este prevalecen las especies con otros mecanismos de regeneración.

En la SMO, el incremento en la densidad de *A. pungens* se ve favorecido por incendios frecuentes de intervalos cortos (Márquez Linares et al., 2006). Debido a su tolerancia al fuego, acidificación del suelo y densidad, una vez establecidos los chaparrales de *A. pungens* no permiten el establecimiento de plántulas de pinos durante varias décadas (Casas et al., 1995).

I. 6. 2. Vegetación de claros en bosque templado

En valles intermontanos con suelos profundos pero de drenaje deficiente, la alta humedad edáfica impide el desarrollo de árboles, los cuales se presentan solamente en los márgenes, rodeados de bosques de pino o de pino-encino. Estos claros se encuentran entre los 2300 y 3100 m s.n.m., cubiertos por comunidades de herbáceas entre las que predominan diversas Asteráceas, Gentianáceas, Poáceas y Ciperáceas. Tanto estos claros, como los encontrados en las cimas de las montañas más altas (entre los 3200 y 3340 m), albergan una alta proporción de endemismos para la SMO.

En claros ubicados en el fondo de pequeños valles son comunes los sitios que se encharcan durante varios meses del año, en los cuales se desarrolla vegetación de ciénega. En estas ciénegas de bajíos inundables son comunes especies de los géneros *Carex*, *Cyperus*, *Eleocharis, Eryngium, Equisetum, Juncus*, *Luzula*, *Agrostis*, *Mimulus*, *Hydrocotyle*, así como *Chromolepis heterophylla*.

Entre las especies acuáticas o subacuáticas endémicas a este tipo de hábitats se cuentan: *Sisyrinchium cholewae*, *Senecio billieturneri*, *Trichocoryne connata, Jaegeria* spp., *Coreopsis maysillesii, Olivaea leptocarpa, Carex durangensis* (González Elizondo et al., 2007), así como *Hydropectis aquatica*, *Pectis* sp. y *Polygonum* spp.

En claros de bosque de clima templado-cálido son frecuentes las asociaciones de *Cyperus*, *Eleocharis*, *Juncus*, *Agrostis*, *Echinochloa*, *Polypogon*, *Paspalum*, *Polygonum* y *Ranunculus*, entre otros géneros. Para Sonora, Ortega-Rosas et al. (2008a), describen a los elementos en la Ciénega de Camilo, un humedal con *Sphagnum palustre* con varias especies de Cyperaceae, Poaceae y Pteridofitas, en medio de bosque de pino-encino.

Muchas de las ciénegas Madrenses han desaparecido o se han visto marcadamente reducidas en las dos décadas recientes debido a desecación natural o artificial, siendo substituidas por cultivos de avena.

I. 6. 3. Comunidades de cimas de montañas

Aunque la SMO no presenta comunidades de vegetación alpina, en las cimas de los picos más altos (Cerro Gordo, Mohinora, Huehuento y otros), por encima de los 3200 m existe vegetación herbácea baja (plantas enanas de *Sedum, Draba, Senecio, Poa, Bouteloua, Muhlenbergia*), así como líquenes y musgos, característicos de vegetación subalpina (González Elizondo et al., 2007). Protegidas entre los arbustos hay otras especies herbáceas como *Heuchera, Primula* y *Saxifraga*. En el Cerro Gordo, Huehuento y Mohinora destaca la presencia de un arbusto postrado (*Juniperus blancoi* var. *huehuentensis*) (Adams et al., 2006; Mastretta-Yanes et al., 2011). En los Cerros Gordo y Mohinora algunos individuos de pino alcanzan la parte alta, pero en general la cima carece de árboles. Su ausencia en estos casos está determinada por el efecto de los vientos desecantes más que por las bajas temperaturas.

Una similitud florística sorprendentemente baja entre las cimas de tres los picos más altos de la SMO (Cerro Gordo, Huehuento y Cerro de las Antenas) es reportada por Ruacho González (2011), donde de un total de 175 especies, únicamente dos se comparten por los tres cerros. McDonald et al. (2011) también hacen notar el bajo índice de similitud entre la flora de la cima del Cerro Mohinora y otros picos de México y el sur de Estados Unidos, lo que revela el largo aislamiento de la flora del Mohinora.

II. MADRENSE-XERÓFILA

Esta región se ubica en el piedemonte norte y oriental de la sierra y en las estribaciones al oriente, entre los 1200 y 2500(-2800) m, con climas secos y templados. Presenta bosques bajos abiertos, matorrales perennifolios y zonas de ecotonía hacia pastizal y matorral xerófilo, además de ecotonías con matorral subtropical hacia el sur del Archipiélago Madrense.

II. 1. Bosque bajo abierto

Cubre más de 13% de la superficie de la SMO, en el piedemonte oriental y las estribaciones al norte. Se presenta entre los 1450 y los 2500 m s.n.m., alcanzando hasta 2800 m en las partes altas de serranías aisladas en Durango y Zacatecas. El clima es semiseco templado y en menor proporción templado subhúmedo de baja humedad;

lluvias en verano, con precipitación anual de 600 a 800 mm. Son comunidades muy diversas, ya sea de encino, pino-encino o pino, con árboles usualmente de menos de 6 m y muy espaciados (desde 10% de cobertura) o con dosel más o menos denso (hasta 80%).

Los dominantes fisonómicos del bosque bajo abierto (*Pinus cembroides* y varias especies de *Quercus*) son los mismos independientemente del grado de cobertura del dosel, la cual se vincula básicamente con condiciones ambientales más favorables. El estrato herbáceo es denso, dominado por gramíneas. El bosque bajo abierto representa comunidades de transición entre los bosques de pino-encino y los pastizales y matorrales xerófilos al oriente y al norte de la SMO, por lo que incluye con frecuencia elementos xerófilos como *Opuntia, Agave* y *Yucca*.

En el norte de Sonora y Chihuahua estas comunidades presentan encinos y coníferas de afinidad xerófila (piñoneros y táscates). El encino azul (*Quercus oblongifolia*), encino rojo (*Quercus emoryi*), y el encino blanco (*Q. arizonica*) son con frecuencia monodominantes, o pueden asociarse entre sí y con piñonero (*Pinus cembroides*), pino chino (*P. chihuahuana*), encinos blancos (*Quercus grisea, Q. chihuahuensis*), madroño (*Arbutus arizonica*) y/o táscate (*Juniperus deppeana*). Hacia mayores elevaciones aparece también *Quercus hypoleucoides* y hacia el occidente *Q. viminea*, mientras que hacia las zonas de ecotono con matorral perennifolio se asocia también *Juniperus coahuilensis*.

En Chihuahua, Durango y Zacatecas son comunes las asociaciones de *Pinus cembroides* y *Juniperus deppeana* con o sin encinos, ocasionalmente con *Garrya wrightii*, *Rhus aromatica*, *R. virens*, *Citharexylum altamiranum* y *Agave parryi*. Hacia mayores elevaciones aparece *P. chihuahuana* mientras que en el declive hacia el altiplano hay amplias franjas de ecotonía con matorral xerófilo en los que *Acacia schaffneri*, *Opuntia* spp. y *Yucca decipiens* se integran al bosque bajo abierto. En sitios sobrepastoreados de ecotonías hacia el pastizal son comunes el gatuño (*Mimosa biuncifera* y *M. dysocarpa*) y sotol (*Dasylirion*).

Algunos bosques bajos abiertos son encinares. En el piedemonte oriental estos son de aspecto sabanoide, en una amplia ecotonía con la franja de pastizal. Entre sus principales componentes arbóreos están *Q. grisea* y *Q. chihuahuensis* en las partes más bajas, a veces también con *Q. conzattii*. En sitios perturbados, los bosques bajos de encino están siendo reemplazados por matorrales de jarilla (*Dodonaea viscosa*), la cual está convirtiéndose en un elemento común en el estrato arbustivo del bosque bajo abierto (González Elizondo et al., 2007). Otros encinares bajos abiertos son los de *Q. emoryi*, a veces con *Q. oblongifolia* desde el norte de la sierra hasta poco más al norte del paralelo 24 °N y los de *Q. eduardii* desde esa latitud hasta el sureste de la sierra, con introgresión entre ambas especies en la zona de contacto.

En las Barrancas del Cobre, entre los 1700 y 1900 m s.n.m. en la Baja Tarahumara en Chihuahua existen bosques bajos con *Quercus oblongifolia, Q. toumeyi, Q. chihuahuensis* y arbustos como *Garrya ovata* y *Bouvardia ternifolia*. Hacia sitios más húmedos aparecen *G. laurifolia, Rhamnus betulifolia, Ceanothus depressus, Prunus gentryi* y *P. serotina* (Lebgue Keleng, 2002).

Los encinares bajos y abiertos de climas semicálidos del declive occidental son comentados bajo el apartado de bosques de encino.

II. 2. Matorral perennifolio

Con aproximadamente 0.14% de la superficie, se localiza en el piedemonte, laderas suaves y terrenos planos de la región norte y oriente, entre los 1500 y 2300 m de altitud, en transición con bosque bajo abierto hacia arriba y con la franja de pastizal o con matorral xerófilo hacia abajo.

Son comunidades dominadas por táscates (principalmente *Juniperus coahuilensis*), con frecuencia asociados con *Rhus* (*Rhus virens, R. aromatica*), el cual llega a ser dominante en algunos sitios. En cañadas se encuentran también rosáceas arbustivas esclerófilas como *Lindleya mespiloides*, *Malacomeles psilantha*, *Cercocarpus fothergilloides* var. *mojadensis*, *C. montanus*, *Purshia mexicana*, *P. plicata*, *Vauquelinia californica* y *V. corymbosa*. En ecotonía con el matorral xerófilo, *Juniperus* se asocia con *Yucca, Mimosa, Acacia neovernicosa*, *A. schaffneri* y *Berberis trifoliolata* y muchos de sus componentes herbáceos son los mismos que se encuentran en el matorral y el pastizal (González Elizondo et al., 2007).

Las comunidades de *J. deppeana* var. *zacatecensis* que usualmente crece como arbusto en áreas abiertas en bajíos de bosques templados, con suelo de drenaje pobre o en sitios donde el pino ha sido eliminado por fuego, pueden considerarse como una variante de matorral perennifolio.

II. 3. Chaparral

Los chaparrales de tipo primario se desarrollan en las estribaciones y serranías derivadas de la SMO hacia el oriente, con clima semiseco templado, continental y de lluvias de verano (a diferencia de los chaparrales californianos y del extremo noroeste de México). Cubren aproximadamente 0.24% de la superficie, entre los 1900 y los 2500 m de altitud, en laderas o collados con fuerte afloramiento de roca ígnea o sobre suelos someros.

Se trata de matorrales usualmente densos, perennifolios, esclerófilos, dominados por manzanita (*Arctostaphylos pungens*) y/o por charrasquillo (*Quercus*

depressipes), con otros arbustos como *Garrya wrightii*, *Cercocarpus montanus, Comarostaphylis polifolia* y *Amelanchier.* Las hojas coriáceas les confieren resistencia a los vientos desecantes y a períodos prolongados de sequía. Los elementos de chaparral constituyen a veces el estrato arbustivo de bosques muy abiertos de pino piñonero (*Pinus cembroides*). Uno de los dos géneros endémicos de Durango, *Megacorax,* se conoce de este tipo de comunidades en la Sierra de Coneto (González-Elizondo et al., 2002).

Arctostaphylos pungens tiene una amplia tolerancia ecológica y juega diferentes papeles. Puede ser dominante en chaparrales de tipo primario en sitios con baja humedad ambiental o edáfica (Casas et al., 1995). Puede también formar parte del sotobosque en bosques no perturbados, o formar densas cubiertas (chaparral secundario) en sitios previamente ocupados por bosque, en cuyo caso depende del fuego para su renovación (Márquez Linares et al., 2006). En muchos aspectos, *Quercus depressipes* se comporta de modo similar.

II. 4. Pastizal halófilo

Cubre áreas reducidas (0.03% de la superficie de la SMO) entre los 2000 y 2200 m s.n.m., en el fondo de grandes valles intermontanos entre las ramificaciones que la SMO presenta hacia el norte.

En el valle de San José de Babícora o Gómez Farías, al centro-occidente del Estado de Chihuahua, se localiza una laguna endorreica rodeada de pastizal halófilo en el que predominan *Sporobolus airoides, Distichlis spicata, Hopia obtusa* y *Pleuraphis mutica*; en áreas menos alcalinas destacan *Bouteloua gracilis* y especies de *Aristida, Muhlenbergia*, *Eragrostis* y *Chloris*. Una lista florística para esta área se registra por Estrada-C. et al. (1997). Las planicies adyacentes son utilizadas como terrenos agrícolas, que a su vez están rodeados por mosaicos de vegetación natural entre los que destacan el matorral de *Juniperus* y bosque bajo abierto de *Pinus cembroides* en algunas áreas y de *Pinus*-*Quercus* en otras.

II. 5. Pastizal, Matorral xerófilo y Bosque xerófilo espinoso

Por tratarse de tipos de vegetación del altiplano y no de la Sierra Madre Occidental, se consideran aquí solamente las pequeñas áreas donde estos presentan ecotonía con comunidades de la sierra.

II. 5. 1. Pastizal

Se presenta desde los 1200 m de altitud en el norte del área hasta los 2200 en la parte sur, en zonas planas o de topografía ligeramente ondulada. Clima semiseco

templado y seco templado, con precipitación media anual de entre 300 a 600 mm, con 6 a 9 meses secos y heladas frecuentes.

Son comunidades dominadas por plantas herbáceas, principalmente gramíneas. No hay árboles excepto a lo largo de corrientes de agua pero con frecuencia existen arbustos espaciados.

Son frecuentes las comunidades de *Bouteloua gracilis, B. curtipendula y Aristida* con *Lycurus, Botriochloa, Setaria, Muhlenbergia* y *Trachypogon*. En partes más altas y en ecotonía con el bosque bajo abierto la asociación que predomina es de *Bouteloua-Heteropogon* (o *Heteropogon-Bouteloua*) en terrenos pedregosos. Entre los arbustos están *Rhus virens*, *Acacia, Prosopis, Opuntia* y *Mimosa*, la cual se vuelve abundante en áreas sobrepastoreadas. Hacia el ecotono con matorral perennifolio hay *Juniperus*.

II. 5. 2. Matorrales xerófilos

Se conocen desde los 1000 m en Sonora hasta los 2250 m en Zacatecas. Los del norte incluyen elementos tanto del desierto Sonorense como del desierto Chihuahuense que llegan a las bases de las sierras del Archipiélago Madrense y al piedemonte del norte de la SMO. En latitudes medias, el piedemonte de la SMO en Durango presenta elementos de matorral de *Acacia schaffneri*, opuntias arborescentes (*Opuntia durangensis, O. leucotricha* y otras) y *Yucca decipiens*.

En el sureste (Durango-Zacatecas), sobre suelos someros, con frecuencia basálticos, los matorrales pueden ser crasicaules, de *Opuntia leucotricha, O. durangensis* y/o *O. streptacantha*.

II. 5. 3. Bosque xerófilo espinoso

Se presenta en las partes bajas, entre 1800 y 1900 m de altitud y ocupa menos de 0.4% de la superficie del área, sobre terrenos aluviales y suelos profundos, asociados con frecuencia a un manto freático. Es una comunidad vegetal dominada principalmente por mezquite (*Prosopis laevigata*), a veces con huizache chino (*Acacia schaffneri*), de 5 a 10 m de alto en condiciones de humedad pero que en sitios más secos pasa a ser arbustiva.

III. TROPICAL

La vegetación tropical se desarrolla en las partes bajas y en las inmediaciones de la SMO e ingresa a través de las barrancas y quebradas de la vertiente occidental, entre 300 y 2000 m de altitud, en climas cálidos subhúmedos, semicálidos y secos cálidos.

III. 1. Bosque tropical caducifolio

Cubre extensas áreas adyacentes a la SMO. De la zona delimitada en este trabajo cubre aproximadamente 7% de la superficie, donde ocupa la mayor parte de la zona baja de las barrancas y quebradas al occidente y sur de la sierra y la base occidental de esta, entre los 200 y los 2000(-2160) m s.n.m. En su límite boreal de distribución en Sonora sube hasta los 1100 m pero en Durango y Zacatecas alcanza a llegar al interior a través de las grandes quebradas como la del río Mezquital, alcanzando los 2160 m. Los climas predominantes son cálidos, aunque también hay semisecos; libres de heladas, con temperatura media anual > 20 °C, precipitación de 500 a 1200 mm y 6 a 9 meses de sequía, lo que propicia un cambio radical en el aspecto de las comunidades entre ambas temporadas ya que en buena parte del año el bosque presenta un aspecto seco en el que apenas se reconoce su afinidad tropical.

Está compuesto por árboles caducifolios de 4 a 15 m de alto, espaciados o densos. Debido a que este tipo de vegetación se desarrolla entre el piedemonte occidental de la sierra y la planicie costera noroccidental con continuidad latitudinalmente, la composición de las comunidades que lo representan desde Sonora hasta Nayarit y Jalisco es relativamente más uniforme que la de los bosques Madrenses. Aún así, difieren ampliamente en composición florística, fisonomía y afinidades ecológicas dependiendo de las condiciones ambientales donde se desarrollan. Las comunidades de menores elevaciones en Sonora, Sinaloa y Durango son llamadas “monte mojino” y en ellas destacan elementos de sucesión secundaria.

En laderas con fuerte insolación son comunidades bajas o medias (4 a 15 m), de estructura irregular, con frecuencia dominadas por árboles espinosos (principalmente Leguminosas), entre las que destacan mautos y tepehuajes (*Lysiloma* spp.), huizache tepame (*Acacia pennatula*), huizache (*Acacia farnesiana*), *Havardia* spp., *Pithecellobium* spp., *Enterolobium cyclocarpum*, así como copales y copalillos (*Bursera excelsa, B. collina, B. palmeri*), papelillos y torotes (*Bursera multijuga, B. fagaroides*), palo mulato (*Bursera grandiflora*), cascalosúchil/sacalasúchil (*Plumeria rubra*), pochote (*Ceiba acuminata*), amapas (*Tabebuia* spp.), clavellín/cuajilote (*Pseudobombax palmeri*), *Sapium* spp., *Sebastiania cornuta*, guaje cirial (*Crescentia alata*), amolillo (*Sapindus saponaria*), haba (*Hura polyandra*), navío/palo joso (*Conzattia sericea*), cepillo (*Combretum farinosum*), *Amphipterygium adstringens*, palo torsal (*Alvaradoa amorphoides*), papelío (*Jatropha cordata*), *Nopalea karwinskiana* y cactáceas columnares como pitahaya (*Stenocereus thurberi*), etcho (*Pachycereus pecten-aboriginum*), *Pilosocereus* sp. y *Stenocereus* spp.

En Sonora, Chihuahua y el norte de Sinaloa, en su condición natural estos bosques presentan árboles de 10-15 m de alto y dosel que cubre 100% de la super-

ficie (Felger y Johnson, 1995). Son abundantes los copales y torotes (*Bursera* spp.), guayacán (*Guaiacum coulteri*), diversas leguminosas como mauto (*Lysiloma divaricatum*), tepeguaje (*Lysiloma watsonii*), *Conzattia multiflora*, brasil (*Haematoxylum brasiletto*), palo pinto/palo fierro (*Chloroleucon mangense* var. *leucospermum*), palo zorrillo (*Senna atomaria*) y chilicote (*Erythrina* sp.). Otros elementos, en diversas combinaciones son el pochote o ceiba (*Ceiba acuminata*, *C. aesculifolia*), amapa rosa (*Tabebuia impetiginosa*), rosa amarilla (*Cochlospermum vitifolium*), cuajilote (*Pseudobombax palmeri*), *Wimmeria mexicana* y cactáceas como cholla arborescente (*Opuntia thurberi*), nopal (*O. wilcoxii*), etcho (*Pachycereus pecten-aboriginum*), *Stenocereus montanus* y *S. thurberi*.

Hacia su límite superior de elevación, hasta a 2160 m su fisonomía es intermedia con la del matorral subtropical, con *Bursera multijuga*, *B. palmeri* e *Ipomoea murucoides*, acompañados por *Erythrina flabelliformis*, *Aralia humilis* y *Melochia tomentosa*, mientras que hacia las partes bajas y en sitios protegidos como orilla de arroyos y en cañadas el bosque asume formas más altas y densas y presenta algunos de los elementos del bosque tropical subcaducifolio como son *Ficus, Bursera* y *Brosimum*, con *Eugenia* y *Combretum* en el estrato bajo. Otros elementos son *Annona* sp., *Guarea glabra*, *Tabebuia impetiginosa*, *Enterolobium cyclocarpum* y *Lonchocarpus* sp.

III. 2. Bosque tropical subcaducifolio

Cubriendo apenas 1.6% de la superficie total, este tipo de vegetación se ubica entre los 350 y 1200 m de elevación, en manchones discontinuos en laderas protegidas de la insolación y en cañadas. Clima cálido subhúmedo, lluvias en verano, temperaturas medias anuales entre 23 y 26 °C, libre de heladas y precipitación de 900 a 1300 mm, con 5 a 6 meses secos.

Son bosques densos en las que la mitad o más de sus componentes permanecen con follaje durante todo el año. Presentan dos estratos arbóreos, de 15 a 30 m de alto. Entre sus elementos característicos están los chalates o tescalamas/es (*Ficus* spp.), pochote (*Ceiba acuminata*), palo mulato (*Bursera simaruba*), cedro (*Cedrela odorata*), tapaco (*Stemmadenia tomentosa*), apomo/capomo/ramón (*Brosimum alicastrum*) y guamúchil (*Pithecellobium dulce*). En un estrato más bajo destacan *Cochlospermum vitifolium*, *Agonandra racemosa*, *Eugenia* sp., cepillo (*Combretum farinosum*), *Cupania dentata*, guamúchil (*Pithecellobium dulce*), arellane/arrellán (*Psidium sartorianum*), haba (*Hura polyandra*), zapote blanco (*Casimiroa edulis*), ortiguilla (*Urera baccifera*), cumbro (*Celtis iguanaea*), tatachinole (*Tournefortia hartwegiana*) y *Thouinidium decandrum* (González Elizondo et al., 2007).

Entre los elementos del bosque tropical subcaducifolio y caducifolio para Sonora Van Devender et al. (2010) mencionan al palo barril (*Cochlospermum vitifolium*), palo joso (*Conzattia multiflora*), sahuira (*Stenocereus montanus*) y tampiserán (*Platymiscium trifoliatum*), los cuales alcanzan su límite boreal en el sur de Sonora, así como al aguacate de dos hojas (*Dendropanax arboreus*) que en Sonora sólo se encuentra en el tropical subcaducifolio.

III. 3. Matorral subtropical

Ocupa al menos un 3.6% de la superficie al occidente de la SMO, desde los 500 hasta los 2000 m s.n.m., aunque otras comunidades secundarias que también se conocen con este nombre se localizan desde los 300 m de elevación. Se presenta en climas cálidos y secos, con temporada seca de 6 a 9 meses. Puede ser de tipo primario, aunque históricamente derivado del bosque tropical caducifolio, o secundario a partir de ese mismo tipo de vegetación. Se trata de matorrales inermes o espinosos, caducifolios, con algunos árboles bajos y muy espaciados.

Con el nombre de "matorral espinoso de piedemonte", Martínez-Yrízar et al. (2010) lo describen para Sonora ocupando una franja entre el bosque tropical caducifolio y los bosques templados de encino, con una parte hacia el norte limitando con matorrales xerófilos. Entre sus componentes citan a *Ipomoea arborescens*, cazahuates/tropillos (*Ipomoea* spp.), *Bursera* spp., palo dulce/vara dulce (*Eysenhardtia polystachya*), tepame (*Acacia pennatula*), acebuche (*Forestiera* sp.) y colorín/chilicote (*Erythrina flabelliformis*). Van Devender et al. (2012b) consideran al "foothills thornscrub" como un tipo de vegetación bien definido que evolucionó en el noroeste de México, muy bien representado en Sonora, donde es importante, ampliamente distribuido y subestimado.

En Sonora alcanza los 30°30' N en la cuenca del río Bavispe (Van Devender et al., 2010). Se presenta en laderas bajas y piedemonte de las sierras. Son comunes las asociaciones de palo blanco/palo santo (*Ipomoea arborescens*), tabachín (*Caesalpinia pulcherrima*) y ocotillo macho (*Fouquieria macdougalii*), así como otras de *Ipomoea arborescens*, tepeguage (*Lysiloma watsonii*), *Acacia cochliacantha* con mezquite (*Prosopis velutina*), papelío (*Jatropha cordata*) y *Fouquieria macdougalii.*

Un matorral subtropical de origen secundario por perturbación en bosque tropical se presenta desde el sur de Sonora hasta Zacatecas. Se compone de diversos arbustos y árboles caducifolios y espinosos entre los que destaca el güinolo (*Acacia cochliacantha*) y cactos columnares como la pitahaya (*Stenocereus thurberi*), presentando ligas con los matorrales subtropicales secundarios de más al sur, particularmente con el "monte vinolo" de Durango y Sinaloa (González Elizondo et al., 2007) y con los de Nueva Galicia (Rzedowski y McVaugh, 1966).

En Durango el matorral subtropical cruza la sierra a través de la quebrada del Mezquital y forma ambientes intermedios entre el bosque tropical caducifolio y los matorrales xerófilos. Los árboles son inermes como palo bobo (*Ipomoea murucoides*), papelillos y copalillos (*Bursera* spp.) y vara dulce (*Eysenhardtia polystachya*), o espinosos como *Acacia pennatula* y palo verde (*Cercidium praecox*).

Hacia el interior del estado, en partes bajas adyacentes al río Mezquital, los componentes del bosque tropical caducifolio se van diluyendo entre los elementos del matorral xerófilo, formando asociaciones intermedias entre ambos tipos de vegetación, en donde *Ipomoea murucoides* (palo bobo), *Acacia pennatula* (huizache tepame) y especies de *Bursera* (*B. fagaroides, B. excelsa, B. multijuga* o *B. palmeri*), se presentan con elementos del matorral xerófilo como *Acacia neovernicosa*, *Opuntia* sp. y *Fouquieria splendens*.

III. 4. Matorral de *Dodonaea*

Representa una variante de matorral subtropical secundario dominado por jarilla (*Dodonaea viscosa*) y en la que faltan la mayor parte de los elementos de dicho matorral. Se distribuye en manchones entre los 1500 y 2050 m de altitud, fragmentando bosques de encino y bosque tropical caducifolio. Su distribución discontinua hace difícil cuantificar la superficie que ocupa.

Dodonaea viscosa es una agresiva especie leñosa que está convirtiéndose en elemento dominante en sitios perturbados tanto en Durango (González Elizondo et al., 2007) como en el norte de Jalisco (Luquín et al., 2004). Se presenta en áreas de ecotono entre los bosques bajos de encino y los matorrales subtropicales o los matorrales xerófilos, entre los 1700 y 2100 m s.n.m., con frecuencia sobre suelos volcánicos de color pálido, intemperizados. Los encinares bajos están siendo reemplazados por densos matorrales de *Dodonaea*, a veces acompañada de *Dasylirion durangense* Trel., otra especie que también es favorecida por fuego.

IV. COMUNIDADES DE DISTRIBUCIÓN TRANSVERSAL

Son comunidades representadas en todos los ecosistemas, a través de la mayor parte del gradiente de elevación.

IV. 1. Bosques de galería

Se encuentran desde las partes más bajas hasta a más de 2900 m de altitud, en todos los tipos de clima. Los componen los árboles que se desarrollan a lo largo de corrientes de agua y con frecuencia están constituidos por los mismos elementos del

bosque circundante, pero en mayor densidad y mayor talla, favorecidos por la humedad (Rzedowski, 1978) y las especies montanas a menudo alcanzan sus límites inferiores de distribución a través de los hábitas riparios (Van Devender, com. pers.). Las comunidades riparias concentran agua, nutrientes y semillas de grandes áreas y por ser comunidades lineares, transversales sobre los otros tipos de vegetación, varían ampliamente en composición y estructura dependiendo del ecosistema donde se encuentren.

En la zona templada y semifría las cañadas riparias presentan ailes o alisos (*Alnus acuminata* y *A. jorullensis*), cedros/sabinos (*Cupressus arizonica* y *C. lusitanica*) y alisos/sicomoros (*Platanus* spp.) en sitios mésicos, así como cahuites y pinabetes (*Abies durangensis* y *Pseudotsuga menziesii*) en los húmedos y más fríos. Otros componentes de bosque de galería en la sierra son *Pinus strobiformis*, *Quercus sideroxyla* y *Q. rugosa*. Entre los elementos arbustivos y árboles bajos destacan los sauces (*Salix* spp.), capulín (*Prunus serotina*), fresno (*Fraxinus uhdei*), *Garrya laurifolia, G. ovata*, *Cornus disciflora* y *C. excelsa,* entre otros.

Para Sonora, de la vertiente occidental de la sierra se registran bosques ribereños con álamos (*Populus* sp.), sauces (*Salix bonplandiana*, *S. gooddingii*), alisos (*Platanus wrightii*), fresnos (*Fraxinus velutina*) y nogales (*Juglans major*) (Van Devender et al., 2010). Asociaciones similares se encuentran en Chihuahua, acompañadas de *Cupressus arizonica* en algunos sitios y *C. lusitanica* en otros. Más abajo, a 1200 m, en cañadas rodeadas de bosque bajo abierto, se presentan *Quercus* spp., *Juniperus blancoi* var. *mucronata*, *Platanus wrightii* y *Cupressus* sp.

A elevaciones medias (1400-1550 m) en el este de Sonora se encuentran *Alnus oblongifolia, Cupressus lusitanica, Ilex tolucana*, *Juniperus blancoi mucronata* y *Prunus gentryi*. En los cañones de la Sierra Madre Occidental cerca de Yécora hay bosques con alamillo (*Alnus oblongifolia*), aliso (*Platanus wrightii*), capulín arroyero (*Prunus gentryi*), fresno (*Fraxinus velutina*) y sabinos (*Cupressus arizonica*, *Juniperus blancoi* var. *mucronata*). A menores elevaciones, a orillas de arroyos se localizan bosques de huérigos (*Populus monticola*), morera cimarrona (*Morus microphylla*) y sauces (*Salix* spp.) (Van Devender, 2008).

En Chihuahua, entre los 2000 y 2200 m se encuentran asociaciones con *Pinus strobiformis, Cupressus lusitanica, Quercus rugosa, Q. toumeyi* e *Ilex rubra*.

Dos alisos o sicomoros destacan en el norte del área: capulín arroyero (*Platanus gentryi*), endémico del este de Sonora, SW de Chihuahua y norte de Sinaloa, hasta los 1000 m en BG en bosques de pino, y aliso (*P. wrightii*), que es común en Chihuahua, hasta los 2000 m.

Para zonas más bajas, con elementos termófilos, Martin et al. (1998) describen bosques ribereños tropicales con sauces (*Salix* spp.) asociados con guásima

(*Guazuma ulmifolia*) y sabino (*Taxodium distichum* var. *mexicanum*. Los sabinos o ahuehuetes se distribuyen en las partes bajas, hasta los 900 m de elevación, desde Jalisco y Nayarit hasta Sonora. Otros elementos en las cañadas de bosque tropical son los tescalames o nacapules (*Ficus* spp.) y la uvalama (*Vitex mollis*).

IV. 2. Pastizales inducidos

Se encuentran en diversos climas, desde los cálidos semisecos y cálidos subhúmedos en las partes más bajas hasta los templados subhúmedos y semifríos subhúmedos, desde los 300 hasta los 3100 m de altitud.

Son comunidades herbáceas, principalmente de gramíneas, cuya persistencia está determinada por la intervención del hombre o de sus animales domésticos. Entre las especies indicadoras de disturbio están los zacates tres barbas (*Aristida* spp.), pata de gallo (*Cynodon dactylon*), zacate Natal/rosado (*Melinis repens*) y *Sorghum halepense*. En las zonas de menor elevación se cultiva para forraje el zacate buffel (*Pennisetum ciliare*) y, en menor proporción, el zacate Rhodes (*Chloris gayana*) y el pasto Guinea (*Megathyrsus maximus*), mientras que en claros abiertos en bosque templado ocasionalmente se siembran *Eleusine multiflora* y *Lolium multiflorum* (Herrera Arrieta y Cortés Ortiz, 2009). Especies invasivas que representan una amenaza para la diversidad son *Melinis repens* y *Pennisetum ciliare* (Van Devender et al., 2005; González-Elizondo et al., 2009b), en el primer caso para bosque bajo abierto, bosque de encino y pastizal, y en el segundo para matorral xerófilo, matorral subtropical y bosque tropical. El zacate africano (*Eragrostis lehmanniana*) se ha convertido en una invasora en pastizales en el piedemonte oriental de la SMO en Chihuahua.

Los pastizales inducidos en áreas previamente ocupadas por bosques de pino o por bosques mixtos se desarrollan en áreas que han sido desmontadas para uso agrícola y posteriormente abandonadas o en áreas desmontadas con el fin de propiciar el crecimiento de pastos para ganado, a las que se acostumbra quemar periódicamente (González Elizondo et al., 2007). En algunos lugares ocupados por pastizal inducido la vegetación original ha sido totalmente eliminada, pero en otros se conservan aún elementos relictuales del bosque.

ESTADO ACTUAL DE LA VEGETACIÓN

Gran parte del área forestal de la vertiente oriental y la gran meseta de la SMO son comunidades de dosel abierto en función de la relativamente escasa humedad

ambiental y muchas de las áreas de bosque templado se han tornado más abiertas en las tres últimas décadas. Bajo los estándares de la UNESCO (Anónimo, 1973), Felger et al. (1997) y Brown et al. (1998), entre otros, las comunidades con menos de 40% de cobertura de dosel no representan bosques propiamente dichos sino lo que en idioma inglés se denomina woodland. En este trabajo se adopta el criterio de la FAO (Anónimo, 2010) en aras de aportar información compatible con el Inventario Nacional Forestal, donde se consideran como bosques a comunidades de árboles de al menos 5 m de alto, ya sean densas o abiertas.

Los bosques templados y fríos de la SMO representan un recurso forestal muy importante tanto en términos de extracción de madera como de producción de servicios ambientales. Actualmente estas comunidades están sujetas a una acelerada deforestación, fragmentación de hábitats y reducción en la densidad de los bosques, que en general están haciéndose más abiertos y en diversas áreas están siendo desplazados por matorrales (Casas et al., 1995; González et al., 1993; González-Elizondo et al., 2007; Márquez-Linares y González-Elizondo, 1998; Márquez Linares et al., 2005, 2006).

Las superficies registradas en el Cuadro 2 incluyen las de uso del suelo. La mayor parte de la superficie dedicada a agricultura (17,929 km^2 o 7.1% del total) se localiza en valles intermontanos en el norte-centro de Chihuahua, al igual que la de cuerpos de agua, que en su mayoría corresponden a lagunas en esa región al oriente de la sierra.

CONCLUSIONES

Las dimensiones de la SMO, con un intervalo de latitud de 10° entre sus extremos norte y sur; su complejo relieve con elevaciones desde 300 a 3340 m; su ubicación con la parte norte lejos del mar y la parte media y sur paralelas y cercanas a la costa Pacífica; y la confluencia de elementos de la región Neártica y la región Neotropical, resultan en una enorme complejidad climática y de ecosistemas.

La SMO alberga 46% de las especies de pinos de México, 34% de los encinos y 100% de los madroños, cifras considerablemente altas tomando en cuenta que la mayor diversidad de pinos y de madroños a nivel mundial, y la segunda en el caso de *Quercus*, se localiza en México. A pesar de su importancia ambiental, económica y científica, la SMO es todavía una de las regiones más deficientemente conocidas biológica y ecológicamente en México. Diversas comunidades requieren ser estudiadas. Entre ellas está la vegetación de ciénegas que, hasta donde se conoce, albergan una alta proporción de endemismos y tienen gran valor ambiental, pero se encuen-

tran bajo fuerte amenaza por la desecación de las áreas en donde se desarrollan. Entre los bosques de pino-encino y los bosques mixtos de coníferas existen también comunidades de gran interés.

Conocer y conservar la diversidad biológica y los ecosistemas de la SMO es urgente por diversas razones. La presente síntesis pretende ser un punto de partida para futuros estudios en los que pueda explorarse y darse a conocer a detalle la enorme riqueza de la Sierra Madre Occidental.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Tom Van Devender y al Dr. Richard Spellenberg por compartir generosamente su conocimiento sobre la SMO. A la L.I. Laura M. Rojas Piedra y al Ing. Eliodoro Huerta Alatorre por su apoyo para elaboración de los mapas. A la Comisión de Operación y Fomento de Actividades Académicas por los estímulos a la investigación. El trabajo fue desarrollado con apoyo económico del Instituto Politécnico Nacional (proyecto 20110681). Las sugerencias de tres revisores anónimos permitieron mejorar sustancialmente el manuscrito.

LITERATURA CITADA

Adams, R. P., M. S. González-Elizondo, M. González-Elizondo y E. Slinkman. 2006. DNA fingerprinting and terpenoid analysis of *Juniperus blancoi* var. *huehuentensis* (Cupressaceae), a new subalpine variety from Durango, Mexico. Biochem. Syst. Ecol. 34: 205-211.

Anónimo. 1973. International classification and mapping of vegetation. United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization. París, Francia. 35 pp.

Anónimo. 1997. Regiones ecológicas de América del Norte. Hacia una perspectiva común. Comisión para la Cooperación Ambiental de América del Norte. Quebec, Canadá. 63 pp.

Anónimo. 2001. San Pedro Mezquital. World Wildlife Fund. http://wwf.org.mx/sanpedro mezquital/ (consultado el 24 de marzo 2012).

Anónimo. 2002. Conjunto de datos vectoriales de la carta de uso del suelo y vegetación: escala 1: 250 000. Serie III (continuo nacional). Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes, México.

Anónimo. 2003a. Continuo de elevaciones mexicano escala 1:50 000. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (http://mapserver.inegi.gob.mx/DescargaMDE Web).

Anónimo. 2003b. Conjunto de datos vectoriales de la carta de Climas escala 1:1 000 000. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Aguascalientes, México.

Anónimo. 2005. Conjunto de datos vectoriales de la carta de uso del suelo y vegetación escala 1: 250 000. Serie IV (continuo nacional). Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Aguascalientes, México.

Anónimo. 2007. Ecorregiones terrestres de México. Escala 1: 1 000 000. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática; Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad e Instituto Nacional de Ecología. México, D.F, México.

Anónimo. 2010. Evaluación de los recursos forestales mundiales. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma, Italia. http://www.fao.org/forestry/fra/62219/es/ (consultado el 31 de marzo 2012).

Aragón-Piña, E. E., A. Garza-Herrera, M. Socorro González-Elizondo e I. Luna-Vega. 2010. Composición y estructura de las comunidades vegetales del rancho El Durangueño, en la Sierra Madre Occidental, Durango, México. Rev. Mex. Biodiv. 81: 771-787.

Arriaga, L. y L. Gómez. 2004. El cambio climático y la vegetación en México. In: Martínez, J. y A. Fernández Bremauntz. (comps.). Cambio climático: Una visión desde México. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales-Instituto Nacional de Ecología. México, D.F., México. pp. 255-265.

Arriaga C., L., J. M. Espinoza-Rodríguez, C. Aguilar-Zúñiga, E. Martínez-Romero, L. Gómez-Mendoza y E. Loa Loza. (coords.). 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. 609 pp.

Axelrod, D. I. 1958. Evolution of the Madro-Tertiary geoflora. Bot. Rev. 24: 435-509.

Axelrod, D. I. 1975. Evolution and biogeography of Madrean-Tethyan sclerophyll vegetation. Ann. Mo. Bot. Gard. 62: 280-334.

Baab, K., M. Blanco y Correa, R. E. González Flores, J. A. Navarrete Carrillo, O. Téllez Valdés y R. Vega Aviña. 2010. Serranías de Nayarit. El bosque mesófilo de montaña en México: amenazas y oportunidades para su conservación y manejo sostenible. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. 197 pp.

Brown, D. E., F. Reichenbacher y S. E. Franson. 1995. A classification system and map of the biotic communities of North America. In: DeBano, L. F., P. F. Ffolliott, A. Ortega Rubio, G. J. Gottfried, R. H. Hamre y C. B. Edminster. (coords.). 1995. Biodiversity and management of the Madrean archipelago: The sky islands of southwestern United States and northwestern Mexico. United States Department of Agriculture Forest Service, General Technical Report RM 264: 109-125.

Brown, D. E., F. Reichenbacher y S. E. Franson. 1998. A classification of North American biotic communities. The University of Utah Press. Salt Lake City, USA. 141 pp. + mapa.

Búrquez M., J. A. 1998. Diversidad vegetal en un gradiente en la Sierra Madre Occidental: flora y vegetación de la región de San Javier y Yécora, Sonora. Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Informe final del proyecto H122. México, D.F., México.

Búrquez M., A., A. Martínez Y. y P. S. Martin. 1992. From the high Sierra Madre to the coast: changes in vegetation along highway 16, Maycoba-Hermosillo. In: Clark, K. F., J. Roldán Q. y R. H. Schmidt (eds.). Geology and mineral resources of the northern Sierra Madre Occidental, Mexico. Guidebook. El Paso Geological Survey Publication 24. El Paso, Texas, USA. pp. 239-252.

Bye, R. 1995. Prominence of the Sierra Madre Occidental in the biological diversity of Mexico. In: DeBano, L. F., P. F. Ffolliott, A. Ortega Rubio, G. J. Gottfried, R. H. Hamre y C. B. Edminster. (coord.). Biodiversity and management of the Madrean archipelago: The sky islands of Southwestern United States and Northwestern Mexico. United States Department of Agriculture Forest Service, General Technical Report RM 264: 19-27.

Carrillo-Reyes, P., R. Vega Aviña y R. Ramírez-Delgadillo. 2003. *Agave rzedowskiana*, a new species in subgenus *Littaea* (Agavaceae) from western Mexico. Brittonia 55(3): 240-244.

Carrillo-Reyes, P. 2008. A new species of *Perityle* (Asteraceae, Perityleae) from Western Mexico. Syst. Bot. 33(2): 459-461.

Casas S., R., S. González E. y J. A. Tena F. 1995. Estructura y tendencias sucesionales en bosques de clima templado semi-seco en Durango, Mexico. Madroño 42(4): 501-515.

Challenger, A. y J. Soberón. 2008. Los ecosistemas terrestres. In: Sarukhán, J. (coord. gral.). Capital natural de México: Conocimiento actual de la biodiversidad. Vol. I. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. pp. 87-108.

Cowan, P. D. y D. D. Ackerly. 2009. Post-fire regeneration strategies and flammability traits of California chaparral shrubs. Int. J. Wildland Fire 19(7): 984-989.

Cortés Montaño, C. 2011. The treasure of the Sierra Madre: Ecology of old-growth forests in Chihuahua, Mexico. Tesis de doctorado. School of Forestry, Northern Arizona University. Flagstaff, Arizona, USA. 139 pp.

Cortés Montaño, C. 2012. Los bosques antiguos del ejido Cinco de Mayo en Chihuahua. Patrimonio natural de México. Folleto de divulgación. Programa IGERT, Universidad del Norte de Arizona y Dirección del Legado para la Sostenibilidad del Instituto Tecnológico de Monterrey. 18 pp.

DeBano, L. F., P. F. Ffolliott, A. Ortega Rubio, G. J. Gottfried, H. R. Hamre y C. B. Edminster. (coord.). 1995. Biodiversity and management of the Madrean archipelago: The sky islands of southwestern United States and northwestern Mexico. United States Department of Agriculture Forest Service, General Technical Report RM GTR 264.

Descroix, L., J. L. González Barrios y J. Estrada Ávalos (eds.). 2004. La Sierra Madre Occidental, una fuente de agua amenazada. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias-Institut de Recherche pour le Développement. Gómez Palacio, Durango, México. 300 pp.

Enríquez, E. D., S. D. Koch y M. S. González-Elizondo. 2003. Flora y Vegetación de la Sierra de Órganos, municipio de Sombrerete, Zacatecas. México. Acta Bot. Mex. 64: 45-89.

Escalante, T., G. Rodríguez y J. J. Morrone. 2005. Las provincias biogeográficas del Componente Mexicano de Montaña desde la perspectiva de los mamíferos continentales. Rev. Mex. Biodiv. 76(2): 207-252.

Espinosa, D., S. Ocegueda, C. Aguilar, Ó. Flores, J. Llorente-Bousquets, B. Vázquez. 2008. El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. In: Sarukhán, J. (coord. gral.). Capital natural de México. Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Comisión Nacional para el conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. pp. 33-65.

Estrada-Castillón, A. E., E. Jurado, J. J. Návar, J. Jiménez-Pérez y F. Garza-Ocañas. 2003. Plant associations of Cumbres de Majalca National Park, Chihuahua, Mexico. The Southw. Nat. 48(2): 177-187.

Estrada-C., A. E., R. Spellenberg y T. Lebgue. 1997. Flora vascular de la Laguna de Babícora, Chihuahua, México. Sida 17: 809-827.

Estrada C., A. E., J. Á. Villarreal Q. y M. González E. 2004. A new species of *Dalea* sect. *Parosela* (Fabaceae: Amorpheae) from Mexico. Brittonia 56: 67-71.

Felger, R. S. y M. F. Wilson. 1995. Northern Sierra Madre Occidental and its Apachian outliers: A neglected center of biodiversity. In: DeBano, L. F., P. F. Ffolliott, A. Ortega Rubio, G. J. Gottfried, R. H. Hamre y C. B. Edminster. (coords.). 1995. Biodiversity and management of the Madrean archipelago: The sky islands of southwestern United States and northwestern Mexico. United States Department of Agriculture Forest Service, General Technical Report RM 264: 36-59.

Felger, R. S. y M. B. Johnson. 1995. Trees of the Northern Sierra Madre. Occidental and Sky Islands of Southwestern North America. In: DeBano, L. F., P. F. Ffolliott, A. Ortega Rubio, G. J. Gottfried, R. H. Hamre y C. B. Edminster. (coord.) 1995. Biodiversity and management of the Madrean archipelago: The sky islands of southwestern United States and northwestern Mexico. United States Department of Agriculture Forest Service, General Technical Report RM 264: 71-77.

Felger, R., G. Nabhan y R. Bye. 1997. The Apachian/Madrean region of southwestern North America and U.S.A. In: Davis, S. D., V. H. Heywood, O. Herrera-McBryde, J. Villa-Lobos y A. C. Hamilton (eds.). Centres for plant diversity: a guide and strategy for their conservation.Vol. III. The Americas. The World Wide Fund for Nature & International Union for the Conservation of Nature-The World Conservation Union. Cambridge, UK. pp. 172-180.

Felger, R. S., M. B. Johnson y M. F. Wilson. 2001. The trees of Sonora, Mexico. Oxford University Press. New York, USA. 391 pp.

Ferrari, L., M. Valencia-Moreno, S. Bryan. 2005. Magmatismo y tectónica en la Sierra Madre Occidental y su relación con la evolución de la margen occidental de Norteamérica. Bol. Soc. Geol. Mex. 57(3): 343-378.

Ferrusquía-Villafranca, I. 1993. Geology of Mexico: A synopsis. In: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). Biological diversity of Mexico: Origins and distribution. Oxford University Press. New York, USA. pp. 3-107.

Finot, V. L., P. M. Peterson, R. J. Soreng y F. O. Zuloaga. 2004. A revision of *Trisetum*, *Peyritschia* and *Sphenopholis* (Poaceae: Pooideae: Aveninae) in Mexico and Central America. Ann. Mo. Bot. Gard. 91: 1-30.

Fisher, J. T., P. A. Glass y J. T. Harrington. 1995. Temperate pines of northern Mexico: their use, abuse and regeneration. In: DeBano, L. F., P. F. Ffolliott, A. Ortega Rubio, G. J. Gottfried, R. H. Hamre y C. B. Edminster. (coords.). Biodiversity and management

of the Madrean archipelago: The sky islands of southwestern United States and northwestern Mexico. United States Department of Agriculture Forest Service, General Technical Report RM 264: 165-173.

Fulé, P. Z. y W. W. Covington. 1997. Fire regimes and forest structure in the Sierra Madre Occidental, Durango, México. Acta Bot. Mex. 41: 43-79.

Fulé, P. Z., M. A. Ramos-Gómez, C. Cortés Montaño y A. M. Miller. 2011. Fire regime in a Mexican forest under indigenous resource management. Ecol. Appl. 21(3): 764-775.

Fulé, P. Z., L. L. Yocom, C. Cortés Montaño, D. A. Falk, J. Cerano Paredes y J. Villanueva Díaz. (en prensa). Testing a pyroclimatic hypothesis on the México-U.S. border. Ecology.

García, E. 1998. Climas (Clasificación de Köppen, modificada por García) Escala 1:1 000 000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México.

García Arévalo, A. 2008. Vegetación y flora de un bosque relictual de *Picea chihuahuana* Martínez del norte de México. Polibotánica 25: 45-68.

García Arévalo, A. y M. S. González-Elizondo. 2003. Pináceas de Durango. Comisión Nacional Forestal e Instituto de Ecología, A.C. 2a. ed. México, D.F., México. 187 pp.

García Arévalo, A., J. J. Mendoza Contreras y J. Nocedal. 2004. Asociaciones vegetales de los bosques del municipio de Guanaceví, Durango. Madera y Bosques 10: 21-34.

Gentry, H. S. 1942. Rio Mayo plants. A study of the flora and vegetation of the Valley of the Rio Mayo, Sonora. Carnegie Institution of Washington Publication 527. Washington, D.C., USA. 328 pp.

Goldberg, D. E. 1982. The distribution of evergreen and deciduous trees relative to soil type: an example from the Sierra Madre, Mexico, and a general model. Ecology 63: 942-951.

González-Elizondo, M., E. Jurado, M. S. González-Elizondo, J. Villanueva, J. Návar, O. Aguirre y J. Jiménez. 2005. Tree-rings and climate relationships for Douglas-fir chronologies from the Sierra Madre Occidental, Mexico: a 1681-2001 rain reconstruction. Forest Ecol. Manag. 213(1): 39-53.

González Elizondo, M., R. Galván Villanueva, I. L. López Enriquez, L. Reséndiz Rojas y M. S. González Elizondo. 2009a. Agaves -magueyes, lechuguillas y noas- del Estado de Durango y sus alrededores. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad Durango del Instituto Politécnico Nacional-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Durango, México. 163 pp.

González-Elizondo, M., M. S. González-Elizondo, L. Ruacho González y M. Molina Olvera. 2011. *Pinus maximartinezii* Rzed., primer registro para Durango, segunda localidad para la especie. Acta Bot. Mex. 96: 33-48.

González-Elizondo, M. S. 1997. Upper Mezquital River region, Sierra Madre Occidental, Mexico, In: Davis, S. D., V. H. Heywood, O. Herrera-McBryde, J. Villa-Lobos y A. C. Hamilton (eds.). Centres for plant diversity: a guide and strategy for their conservation. Vol. III: The Americas. The World Wide Fund for Nature & International Union for the Conservation of Nature - The World Conservation Union. Cambridge, UK. pp. 157-160.

González-Elizondo, M. S. y M. González E. 1992a. Una nueva especie de *Arbutus* (Ericaceae-Arbuteae) de la Sierra Madre Occidental, Mexico. Acta Bot. Mex. 17: 7-12.

González-Elizondo, M. S. y M. González-Elizondo. 1992b. El género *Arbutus* (Ericaceae) en la Sierra Madre Occidental. Consideraciones sobre su taxonomía y distribución. Bol. Inst. Bot. Univ. Guadalajara 1(2): 39-41.

González-Elizondo, S., M. González-Elizondo y A. Cortés-Ortiz. 1993. Vegetación de la Reserva de la Biosfera La Michilía, Durango, Mex. Acta Bot. Mex. 22: 1-104 + mapa.

González-Elizondo, M. S., I. L. López Enriquez y W. L. Wagner. 2002. *Megacorax gracielanus* (Onagraceae), a new genus and species from Durango, Mexico. Novon 12: 360-365.

González Elizondo, M. S., M. González Elizondo y M. A. Márquez Linares. 2007. Vegetación y ecorregiones de Durango. Plaza y Valdés Editores-Instituto Politécnico Nacional. México, D.F., México. 219 pp.

González Elizondo, M. S., M. González Elizondo, J. A. Tena Flores, I. L. López Enríquez y J. R. Bacon. 2009b. Durango: Detection of invasive alien plants. In: Van Devender, T. R., F. J. Espinosa-García, B. L. Harper-Lore y T. Hubbard (eds.). Invasive plants on the Move: Controlling them in North America. Based on presentations at Weeds accross borders 2006 Conference. Arizona-Sonora Desert Museum. Tucson, Arizona, USA. pp. 137-155.

González-Elizondo, M. S., M. González-Elizondo y P. D. Sørensen. 2012a. *Arbutus bicolor* (Ericaceae), a new species from Mexico. Acta Bot. Mex. 20: 55-72.

González-Elizondo, M. S., M. González-Elizondo, L. Ruacho González, I. L. López Enríquez, F. I. Retana Rentería y J. A. Tena Flores. 2012b. (en prensa). Ecosystems and diversity of the Sierra Madre Occidental. In: Gottfried, G. J., P. F. Ffolliott, B. S. Gebow y L. G. Eskew. (comps.). Merging science and management in a rapidly changing world: biodiversity and management of the Madrean Archipelago III. Proceedings RMRS-P-67. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. Fort Collins, Colorado, USA.

Gordon, A. G. 1968. Ecology of *Picea chihuahuana* Martínez. Ecology 49: 880 896.

Halffter, G. 1976. Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana: Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. Folia Entomol. Mex. 35: 1-64.

Herrera-Arrieta, Y. y P. M. Peterson. 2007. *Muhlenbergia* (Poaceae) de Chihuahua, México. Instituto Politécnico Nacional-Smithsonian Institution-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. 109 pp.

Herrera Arrieta, A. y A. Cortés Ortiz. 2009. Diversidad de las gramíneas de Durango, México. Polibotánica 28: 49-68.

Herrera-Arrieta, Y., P. M. Peterson y A. Cortés O. 2009. Gramíneas de Zacatecas, México. Sida, Bot. Misc. 32: 1-239.

Jaramillo-Correa, J. P., J. Beaulieu, F. T. Ledig y J. Bousqueter. 2006. Decoupled mitochondrial and chloroplast DNA population structure reveals Holocene collapse and population isolation in a threatened Mexican-endemic conifer. Mol. Ecol. 15(10): 2787-2800.

Koleff, P., J. Soberon y A. Smith. 2004. Madrean Pine-Oak Woodlands. In: Mittermeier, R. A., P. R. Gil, M. Hoffman, J. Pilgrim, T. Brooks, C. G. Mittermeier, J. Lamoreux y

G. A. B. da Fonseca (eds.). Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most threatened terrestrial ecoregions. CEMEX - Agrupación Sierra Madre, Mexico City, México. pp. 205-217.

Laferriére, J. E. 1994. Vegetation and flora of the Mountain Pima Village of Nabogame, Chihuahua, México. Phytologia 77: 102-140.

Lebgue Keleng, T. 2002. Flora de las Barrancas del Cobre (Región Prioritaria 45). Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Informe final del proyecto R102. México, D.F., México.

Lebgue Keleng, T. 2005. Análisis de las comunidades vegetales de las Barrancas del Cobre, municipios de Batopilas y Urique, Chihuahua, usando un Sistema de Información Geográfica. Tesis doctoral. Facultad de Zootecnia, Universidad Autónoma de Chihuahua. Chihuahua, Chih., México. 109 pp.

LeSueur, H. 1945. The ecology of the vegetation of Chihuahua, Mexico, north of parallel twenty-eight. University of Texas Publication 4521: 1-92.

López-Ferrari, A. R. y A. Espejo-Serna. 2007. *Tillandsia borealis* (Bromeliaceae), una nueva especie del norte de México. Bol. Soc. Bot. Méx. 80: 63-71.

Lumholtz, C. 1902. Unknown Mexico. Explorations in the Sierra Madre and other 271 regions, 1890-1898. Vol. 1. Dover Publications. New York, USA. 316 pp.

Luquín S., H., G. Nieves H. y J. M. Ayala R. 2004. Vegetación del norte de Jalisco. In: Vázquez-García, J. A., M. de J. Cházaro B., G. Nieves H., Y. L. Vargas-Rodríguez, M. Vázquez G. y A. Flores M. (eds.). Flora del norte de Jalisco y etnobotánica huichola. Serie Fronteras de Biodiversidad 1. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias y Centro Universitario de Ciencias Sociales y Humanidades de la Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco, México. pp. 77-83.

Márquez-Linares, M. A. y M. S. González-Elizondo. 1998. Composición y estructura del estrato arbóreo de un bosque de pino encino en Durango, México. Agrociencia 32(4): 413-419.

Márquez Linares, M. A., M. S. González Elizondo y R. Álvarez Zagoya. 1999. Componentes de la diversidad arbórea en bosques de pino encino de Durango, México. Madera y Bosques 5(2): 67-78.

Márquez Linares, M. A., E. Jurado y C. López González. 2005. Efecto del fuego en el establecimiento de *Arctostaphylos pungens* HBK. en ecosistemas templados semihúmedos de Durango, México. Madera y Bosques 11(2): 35-48.

Márquez Linares, M. A., E. Jurado y S. González Elizondo. 2006. Algunos aspectos de la biología de la manzanita (*Arctostaphylos pungens* HBK.) y su papel en el desplazamiento de bosques templados por chaparrales. Ciencia UANL 9(1): 57-64.

Martin, P. S., D. Yetman, M. Fishbein, P. Jenkins, T. R. Van Devender y R. K. Wilson. 1998. Gentry´s Río Mayo plants: The tropical deciduous forest and environs of Northwest Mexico. The University of Arizona Press. Tucson, Arizona, USA. 558 pp.

Martínez-Yrízar, A. R. S. Felger y A. Búrquez. 2010. Los ecosistemas de Sonora: un diverso capital natural. In: Molina Freaner, F. y T. Van Devender (eds.). Diversidad biológica de Sonora. Universidad Nacional Autónoma de México/Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. pp. 129-156.

Mastretta-Yanes, A., A. Wegier, A. Vázquez-Lobo y D. Piñero. 2011. Distinctiveness, rarity and conservation in a subtropical highland conifer. Conserv. Genet. 13(1): 211-222. DOI 10.1007/s10592-011-0277-y.

Mathiasen, R. L., M. S. González Elizondo, M. González Elizondo, B. E. Howell, I. L. López Enriquez, J. Scott y J. A. Tena Flores. 2008. Distribution of dwarf mistletoes (*Arceuthobium* spp., Viscaceae) in Durango, Mexico. Madroño 55(2): 161-169.

Mayfield, M. H. y V. W. Steinmann. 2010. *Euphorbia spellenbergiana* (Euphorbiaceae), a new species from Mexico. Acta Bot. Mex. 90: 43-50.

Maysilles, J. H. 1959. Floral relationships of the pine forests of Western Durango, Mexico. Tesis doctoral. University of Michigan. Ann Arbor, USA. 165 pp.

McDonald, J. A., J. Martínez y G. L. Nesom. 2011. Alpine flora of Cerro Mohinora, Chihuahua, Mexico. J. Bot. Res. Inst. Texas 5(2): 701-705.

Metcalfe, S. E., S. L. O'Hara, M. Caballero y S. J. Davies. 2000. Records of late Pleistocene-Holocene climatic change in Mexico-A review. Quaternary Sci. Rev. 19: 699-721.

Metcalfe, S. E., A. Say, S. Black, R. McCulloch y S. L. O'Hara. 2002. Wet conditions during the last glaciation in the Chihuahuan Desert, Alta Babícora basin, México. Quaternary Res. 57(1): 91-101.

Morán Zenteno, D. J. 2007. El tesoro de la Sierra Madre y el volcanismo terciario del occidente de México. Gaceta UNAM 3960: 9.

Morrone, J. J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. Rev. Mex. Biodiv. 76(2): 207-252.

Morrone, J. J., D. Espinosa Organista y J. Llorente Bousquets. 2002. Mexican biogeographic provinces: Preliminary scheme, general characterizations and synonymies. Acta Zool. Mex. (n.s.) 85: 83-108.

Nabhan, G. 2005. Biocultural diversity and its conservation in the Mother Mountains. In: Gottfried, G. J., B. S. Gebow, L. G. Eskew y C. B. Edminster. (coords.). Biodiversity and management of the Madrean Archipelago II: Connecting mountain islands and desert seas. United States Department of Agriculture Forest Service, General Technical Report RMRS-P-36: 1-631.

Nixon, K. y J. M. Poole. 2003. Revision of the Mexican and Guatemalan species of *Platanus* (Platanaceae). Lundellia 6: 103-137.

Ortega-Ramírez, J. R., A. Valiente-Banuet, J. Urrutia-Fucugauchi, C. A. Mortera-Gutiérrez y G. Alvarado-Valdez. 1998. Paleoclimatic changes during the Late Pleistocene-Holocene in Laguna Babícora, near the Chihuahuan Desert, México. Can. J. Earth Sci. 35(10): 1168-1179.

Ortega-Rosas, C. I., M. C. Peñalba, J. A. López-Sáez y T. R. Van Devender. 2008a. Retrospectiva del bosque de pino y encino de la Sierra Madre Occidental, Sonora, noroeste de México, hace 1000 años. Acta Bot. Mex. 83: 69-92.

Ortega-Rosas, C. I., M. C. Peñalba y J. Guiot. 2008b. Holocene altitudinal shifts in vegetation belts and environmental changes in the Sierra Madre Occidental, Northwestern Mexico, based on modern and fossil pollen data. Rev. Palaeobot. Palynol. 151(1-2): 1-20.

Peterson, P. M., R. Soreng y Y. Herrera-Arrieta. 2006. *Poa matri-occidentalis* (Poaceae: Pooideae: Poeae: Poinae), a new species from Mexico. Sida 22(2): 905-914.

Ramírez Noya, D., M. S. González-Elizondo y J. Molina Torres. 2011. *Heliopsis suffruticosa* (Compositae, Heliantheae), una nueva especie del occidente de Zacatecas. Acta Bot. Mex. 97: 39-47.

Reina-G., A. L. y T. Van Devender. 2005. Floristic comparison of an Arizona Sky Island and the Sierra Madre Occidental in eastern Sonora: the Huachuca Mountains and the Yécora Area. In: Gottfried, G. J., B. S. Gebow, L. G. Eskew y C. B. Edminster. (coords.). Biodiversity and management of the Madrean Archipelago II: Connecting mountain islands and desert seas. United States Department of Agriculture Forest Service, General Technical Report RMRS-P-36: 154-157.

Reina-G., A. L., T. R. Van Devender, W. Trauba y A. Búrquez-M. 1999. Caminos de Yécora. Notes on the vegetation and flora of Yécora, Sonora. In: Vásquez del Castillo, B. D., M. Ortega N. y C. A. Yocupicio-C. (eds.). Memorias del Simposium Internacional Sobre la Utilización y Aprovechamiento de la Flora Silvestre de Zonas Áridas. Hermosillo, Sonora, México. pp. 137-144.

Ruacho González, L. 2011. El elemento alpino en la vegetación de alta montaña de la Sierra Madre Occidental. Tesis de maestría en ciencias (gestión ambiental). Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Instituto Politécnico Nacional. Durango, Dgo., México. 83 pp.

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa. México, D.F., México. 432 pp.

Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Acta Bot. Mex. 14: 3-21.

Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. Acta Bot. Mex. 35: 25-44.

Rzedowski, J. y R. McVaugh. 1966. La vegetación de Nueva Galicia. Contr. Univ. Mich. Herb. 9: 1-123.

Rzedowski, J. y T. Reyna-Trujillo. 1990. Provincias florísticas. Mapa IV.8.3. Atlas Nacional de México. Vol. III. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México.

Saarela, J. M., P. M. Peterson, M. S. González-Elizondo y D J. Rosen. 2010. *Eleocharis cryptica* (Cyperaceae), a dwarf new species from Durango, México. Brittonia 62(3): 233-238.

Spellenberg, R. 2007. *Dalea analiliana* (Fabaceae: Amorpheae), a new species from the northwestern Sierra Madre Occidental, Mexico. Madroño 54: 175-179.

Spellenberg, R. y J. R. Bacon. 1996. Taxonomy and distribution of a natural group of black oaks of Mexico (*Quercus* subsection *Racemiflorae*). Syst. Bot. 21: 85-99.

Spellenberg, R., T. Lebgue y R. Corral-Díaz. 1996. A specimen-based, annotated checklist of the vascular plants of Parque Nacional "Cascada de Basaseachi" and adjacent areas, Chihuahua, Mexico. Listados Florísticos de México XIII. , Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 72 pp.

Spellenberg, R., J. R. Bacon y M. S. González-Elizondo. 1998. Los encinos (*Quercus*-Fagaceae) en un transecto sobre la Sierra Madre Occidental. Bol. IBUG 5: 357-387.

Torres-Morales, L., D. F. García-Mendoza, C. López-González y R. Muñiz-Martínez. 2010. Bats of Northwestern Durango, Mexico: Species richness at the interface of two biogeographic regions. The Southwest. Nat. 55(3): 347-362.

Valiente-Banuet, A., N. Flores-Hernández, M. Verdú y P. Dávila. 1998. The chaparral vegetation in Mexico under non-mediterranean climate: Convergence and Madrean-Tethyan hypotheses reconsidered. Amer. J. Bot. 85: 1398-1408.

Van Devender, T. R. 2008. La Vegetación y plantas de Sonora. Xoop caacöl 4. http://boletin.apnsac.org/?p=7 (consultado el 8 de enero de 2012).

Van Devender, T. R., A. L. Reina G., M. C. Peñalba G. y C. I. Ortega R. 2003. The Ciénega de Camilo: a threatened habitat in the Sierra Madre Occidental of eastern Sonora, Mexico. Madroño 50(3): 187-195.

Van Devender, T. R., J. R. Reeder, C. G. Reeder y A. L. Reina-G. 2005. Distribution and diversity of grasses in the Yécora region of the Sierra Madre Occidental of eastern Sonora, Mexico. In: Cartron, J.-L. E., G. Ceballos y R. S. Felger. (eds.). Biodiversity, ecosystems, and conservation in northern Mexico. Oxford University Press. New York, USA. pp. 107-121.

Van Devender, T. R., R. S. Felger, M. Fishbein, F. E. Molina-Freaner, J. J. Sánchez-Escalante y A. L. Reina-Guerrero. 2010. Biodiversidad de las plantas vasculares. In: Molina-Freaner, F. E. y T. R. Van Devender (eds.). Diversidad biológica de Sonora. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. pp. 229-261

Van Devender, T. R., S. Avila-Villegas, M. Emerson, D. Turner, A. D. Flesch y N. S. Deyo. 2012a. (en prensa). Biodiversity in the Madrean Archipelago of Sonora, Mexico. In: Gottfried, G. J., P. F. Ffolliott, B. S. Gebow y L. G. Eskew. (comps.). Merging science and management in a rapidly changing world: biodiversity and management of the Madrean Archipelago III. Proceedings RMRS-P-67. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. Fort Collins, Colorado, USA.

Van Devender, T. R., G. Yanes-Arvayo, A. L. Reina-Guerrero, M. Valenzuela-Yánez, M. P. Montañez-Armenta y H. Silva-Kurumiya. 2012b. (en prensa). Comparison of the tropical floras of the Sierra la Madera and the Sierra Madre Occidental, Sonora, Mexico. In: Gottfried, G. J., P. F. Ffolliott, B. S. Gebow y L. G. Eskew. (comps.). Merging science and management in a rapidly changing world: biodiversity and management of the Madrean Archipelago III. Proceedings RMRS-P-67. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. Fort Collins, Colorado, USA.

Vázquez-García, J. A., M. de J. Cházaro B., G. Nieves H., Y. L. Vargas-Rodríguez, M. Vázquez G. y A. Flores M. 2004. Flora del norte de Jalisco y etnobotánica huichola. Serie Fronteras de Biodiversidad 1. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias y Centro Universitario de Ciencias Sociales y Humanidades de la Universidad de Guadalajara. Guadalajara, México. 182 pp.

Villaseñor, J. L. 2010. El bosque húmedo de montaña en México y sus plantas vasculares: catálogo florístico-taxonómico. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 40 pp.

Villers-Ruiz, L. y I. Trejo-Vázquez. 1998. Climate change on Mexican forests and natural protected areas. Global Environ. Chang. 8(2): 141-157.

Villers-Ruiz, L. e I. Trejo-Vázquez. 2004. Evaluación de la vulnerabilidad en los ecosistemas forestales. In: Martínez, J. y A. Fernández Bremauntz. (comps.). Cambio climático:

Una visión desde México. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales-Instituto Nacional de Ecología. México, D.F., México. pp. 239-254.
Webster, G. L. y C. J. Bahre (eds.). 2001. Changing plant life of La Frontera. Observations on the vegetation in the United States/Mexico borderlands. Univ. New Mexico Press. Albuquerque, USA. xi + 260 pp.
Wehenkel, C. y C. Saenz-Romero. 2012. Estimating genetic erosion using the example of *Picea chihuahuana* Martínez. Tree Genetics and Genomes 1-10. DOI: 10.1007/s11295-012-0488-5.
White, S. S. 1948. The vegetation and flora of the region of the Río Bavispe in northeastern Sonora, Mexico. Lloydia 11: 229-302.

Recibido en abril de 2012.
Aceptado en junio de 2012.

APÉNDICE 1

Regiones terrestres prioritarias de México (Arriaga et al., 2000) que se localizan de manera total o parcial en la Sierra Madre Occidental, incluyendo el Archipielago Madrense (AM).

Región	Entidad
23. San Juan de Camarones	Durango, Sinaloa
24. Río Humaya	Durango, Sinaloa
25. San José	Sinaloa
26. Guadalupe y Calvo-Mohinora	Chihuahua, Durango
27. Barranca Sinforosa	Chihuahua
28. Rocahuachi-Nanaruchi	Chihuahua
29. Lago Los Mexicanos	Chihuahua
30. Alta Tarahumara-Barrancas	Chihuahua
31. Sierra Álamos-El Cuchujaqui	Chihuahua, Sonora
32. Cañón de Chínipas	Chihuahua, Sonora
33. Bassaseachic	Chihuahua
34. Babícora	Chihuahua
35. Cuenca del río Chico-Sirupa	Chihuahua
36. Yécora-El Reparo	Chihuahua, Sonora
41. Cananea-San Pedro	Sonora (AM)
42. Sierras Los Ajos-Buenos Aires-La Púrica	Sonora (AM)
43. Sahuaripa	Sonora
44. Bavispe-El Tigre	Sonora
45. Sierra de San Luis-Janos	Chihuahua, Sonora
46. Pastizales del norte del río Santa María	Chihuahua
47. Sierra del Nido-Pastizal de Flores Magón	Chihuahua
53. Cuchillas de la Zarca	Durango
54. Santiaguillo - Promontorio	Durango
55. Río Presidio	Durango, Sinaloa
56. Pueblo Nuevo	Durango
57. Guacamayita	Durango
58. La Michilía	Durango
59. Cuenca del río Jesús María	Durango, Jalisco, Nayarit, Zacatecas
60. Sierra Los Huicholes	Jalisco, Nayarit
65. Sierra de Morones	Zacatecas
66. Sierra Fría	Aguascalientes, Zacatecas
67. Sierra de Órganos	Durango, Zacatecas

APÉNDICE 2

Especies de gimnospermas leñosas, Ericaceae y Fagaceae, de la Sierra Madre Occidental y su distribución por regiones. AM = Archipiélago Madrense; MN = Madrense norte; MC = Madrense centro; MS = Madrense sur; MX = Madrense xerófila, MT = Madrense tropical; T = Tropical.

Especies	AM	MN	MC	MS	MX	MT	T
PINOPHYTA (GIMNOSPERMAS)							
CUPRESSACEAE							
Cupressus arizonica Greene (*Hesperocyparis arizonica* (Greene) Bartel)	1	1	1				
C. lusitanica Mill. (*Hesperocyparis lusitanica* (Mill.) Bartel)		1	1	1			
Juniperus angosturana R.P. Adams					1		
J. blancoi Martínez var. *blancoi*			1	1			
J. blancoi Martínez var. *huehuentensis* R.P. Adams, S. González & M. González			1				
J. blancoi Martínez var. *mucronata* (R.P. Adams) Farjon						1	
J. coahuilensis (Martínez) Gaussen ex R.P. Adams var. *coahuilensis*					1		
J. coahuilensis (Martínez) Gaussen ex R.P. Adams var. *arizonica* R.P. Adams					1		
J. deppeana Steud. var. *deppeana*	1	1	1	1			
J. deppeana Steud. var. *robusta* Martínez		1	1	1			
J. deppeana Steud. var. *patoniana* (Martínez) Zanoni		1	1		1		
J. deppeana Steud. var. *zacatecensis* Martínez					1		
J. durangensis Martínez var. *durangensis*	1	1	1	1			
J. durangensis Martínez var. *topiensis* R.P. Adams & S. González						1	
J. flaccida Schltdl. s.l.						1	
J. aff. *jaliscana* Martínez			1				
J. martinezii Pérez de la Rosa				1			
J. scopulorum Sarg.	1	1					
J. cf. *scopulorum* Sarg.		1					
Taxodium mucronatum Ten.							1

Apéndice 2. Continuación.

Especies	AM	MN	MC	MS	MX	MT	T
PINACEAE							
Abies concolor (Gordon & Glend.) Lindl.	1						
Abies durangensis Martínez		1	1	1			
A. neodurangensis Debreczy, I. Rácz & Salazar			1				
Abies sp.		1					
Picea chihuahuana Martínez		1	1				
P. engelmannii subsp. *mexicana* (Martínez) P. Schmidt			1				
Pinus arizonica Engelm.	1	1	1	1			
P. cembroides Zucc.					1		
P. chihuahuana Engelm.	1				1	1	
P. cooperi C.E. Blanco var. *cooperi*		1	1				
P. cooperi C.E. Blanco var. *ornelasii* C.E. Blanco			1				
P. devoniana Lindl.						1	
P. discolor Bailey & Hawksw.	1	1	1				
P. douglasiana Martínez						1	
P. durangensis Martínez		1	1	1			
P. durangensis Martínez f. *quinquefoliata* Martínez		1	1	1			
P. engelmannii Carr. var. *engelmannii*	1	1	1			1	
P. flexilis E. James ssp. *reflexa* (Engelm.) A.E. Murray	1	1					
P. herrerae Martínez						1	
P. leiophylla Schltdl. & Cham.		1	1	1			
P. lumholtzii B.L. Rob. & Fernald		1	1	1		1	
P. luzmariae Pérez de la Rosa							
P. maximartinezii Rzed.						1	
P. maximinoi H.E. Moore						1	
P. montezumae Lamb.				1			
P. oocarpa Schiede ex Schltdl.						1	
P. ponderosa Douglas ex Lawson & C. Lawson var. *scopulorum* Engelm.	1	1					
P. praetermissa Styles & McVaugh						1	
P. pseudostrobus Lindl. var. *pseudostrobus* Lindl.						1	
P. strobiformis Engelm.	1	1	1	1			
P. teocote Schltdl. & Cham.		1	1	1			

Apéndice 2. Continuación.

Especies	AM	MN	MC	MS	MX	MT	T
P. yecorensis Debreczy & I. Rácz		1				1	
Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco var. *glauca* (Mayr) Franco	1	1	1	1			
MAGNOLIOPHYTA (ANGIOSPERMAS)							
ERICACEAE							
Agarista mexicana (Hemsl.) Judd var. *pinetorum* (Standl.& Williams) Judd						1	
Arbutus arizonica (A. Gray) Sarg.	1	1	1	1		1	
A. bicolor S. González, M. González & P.D. Sorensen		1	1	1			
A. madrensis S. González			1	1			
A. mollis HBK.				1			
A. occidentalis McVaugh & Rosatti			1	1			
A. tessellata P.D. Sorensen						1	
A. tessellata P.D. Sorensen f. *repens*			1				
A. xalapensis HBK. var. *texana* (Buckley) A. Gray		1					
A. xalapensis HBK. var. *xalapensis*						1	
A. xalapensis HBK. f. *glandulosa* M. Martens & Galeotti							
Arctostaphylos pungens HBK.	1	1	1	1	1		
Bejaria aestuans L.						1	
Comarostaphylis cf. *discolor* (Hooker) Diggs 1						1	
C. cf. *discolor* (Hooker) Diggs 2			1				
C. glaucescens (HBK.) Zucc. ex Klotzsch						1	
C. aff. *lanata* Small			1				
C. polifolia (HBK.) Zucc. ex Klotzsch subsp. *polifolia*			1	1		1	
Gaultheria erecta Vent.						1	
G. glaucifolia Hemsl. var. *glaucifolia*			1			1	
G. glaucifolia Hemsl. var. *rosei* (Small) Luteyn						1	
Pernettya prostrata (Cav.) DC.			1	1			
Vaccinium caespitosum Michx.		1	1				
V. chihuahuense Wilbur & Luteyn		1					
V. confertum HBK.		1	1				
V. geminiflorum HBK.			1	1			

Apéndice 2. Continuación.

Especies	AM	MN	MC	MS	MX	MT	T
V. stenophyllum Steud.						1	
FAGACEAE							
Quercus acutifolia Née						1	
Q. albocincta Trel.						1	
Q. aristata Hook. & Arn.						1	
Q. arizonica Sarg.	1	1	1			1	
Q. x *basaseachicensis* C.H. Mull.		1	1				
Q. candicans Née						1	
Q. castanea Née						1	
Q. chihuahuensis Trel.					1	1	
Q. chrysolepis Liebm.		1					
Q. convallata Trel.			1	1			
Q. conzattii Trel.					1		
Q. crassifolia Humb. & Bonpl. var. *crassifolia*						1	
Q. crassifolia Humb. & Bonpl. aff. var. *errans* (Trel.) E.F. Warb.			1	1			
Q. crassipes Humb. & Bonpl.							
Q. depressipes Trel.					1		
Q. durifolia Seem.		1	1				
Q. eduardii Trel.					1		
Q. elliptica Née						1	
Q. emoryi Torr.	1	1			1		
Q. fulva Liebm.		1	1	1			
Q. gambelii Nutt	1	1					
Q. gentryi C.H. Müll.						1	
Q. glaucescens Humb. & Bonpl.						1	
Q. grisea Liebm.					1		
Q. hartwegii Benth.			1	1			
Q. hypoleucoides A. Camus	1	1				1	
Q. jonesii Trel.						1	
Q. laeta Liebm.						1	
Q. laurina Humb. & Bonpl.						1	
Q. laxa Liebm.						1	
Q. magnoliifolia Née						1	

Apéndice 2. Continuación.

Especies	AM	MN	MC	MS	MX	MT	T
Q. mcvaughii Spellenb.	1	1	1			1	
Q. oblongifolia Torr.	1				1	1	
Q. obtusata Humb. & Bonpl.						1	
Q. perpallida Trel.					1		
Q. potosina Trel.			1	1			
Q. planipocula Trel.						1	
Q. praeco Trel.						1	
Q. praineana Trel.			1	1			
Q. pungens Liebm.	1				1		
Q. radiata Trel.			1	1			
Q. resinosa Liebm.						1	
Q. rugosa Née	1	1	1	1			
Q. scytophylla Liebm.						1	
Q. sideroxyla Humb. & Bonpl.		1	1	1			
Q. splendens Née						1	
Q. striatula Trel.			1	1			
Q. subspathulata Trel.						1	
Q. tarahumara Spellenb., Bacon & Breedlove		1	1			1	
Q. toumeyi Sarg.	1				1		
Q. tuberculata Liebm.						1	
Q. turbinella Greene	1				1		
Q. undata Trel.					1		
Q. urbanii Trel.						1	
Q. x *knoblochii* C.H. Muller						1	
Q. x *undulata* Torr.					1		
Q. viminea Trel.	1	1				1	



Acta Botanica Mexicana 100: 405-487 (2012)

RIQUEZA FITOPLANCTÓNICA DE LA BAHÍA DE ACAPULCO Y ZONA COSTERA ALEDAÑA, GUERRERO, MÉXICO

María Esther Meave-del Castillo[1,4], María Eugenia Zamudio-Resendiz[2] y Manuel Castillo-Rivera[3]

[1]Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Departamento de Hidrobiología, Laboratorio de Fitoplancton Marino y Salobre, Av. San Rafael Atlixco186, Colonia Vicentina, Del. Iztapalapa, 09340 México, D.F., México.
[2] Estudiante de Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa.
[3]Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Departamento de Biología, Laboratorio de Peces, Avenida San Rafael Atlixco 186, Colonia Vicentina, Del. Iztapalapa, 09340 México, D.F., México.
[4]Autor para la correspondencia: mem@xanum.uam.mx

RESUMEN

Se presentan los resultados del inventario de la ficoflora planctónica de la bahía de Acapulco y zona marina aledaña, reconocida a través de una década de estudios, incluyendo uno intensivo con muestreos bimestrales usando red de fitoplancton, botella y observación de muestras vivas, de febrero/2010 a febrero/2011. Se reconocieron 641 taxa, pertenecientes a ocho divisiones algales. El grupo más diverso fue Dinophyta, con 347 taxa, seguido de Bacillariophyta con 274 taxa. Se incluyen fotografías de 131 taxa, 38 correspondientes a nuevos registros para el Pacífico Mexicano, 34 no identificadas al nivel de especie y 59 que tienen algún interés taxonómico-ecológico. El análisis de las curvas de acumulación de especies permite afirmar que la riqueza fitoplanctónica de la Bahía de Acapulco conocida hasta el momento es ya representativa de la ficoflora potencial del sitio; sin embargo, faltan aún estudios más detallados sobre fitoflagelados y picoplancton. Se hace la caracterización biológica de la comunidad fitoplanctónica en términos de: nivel de organización, tipo de nutrición, forma de vida, potencialidad de nocividad o toxicidad, origen (dulceacuícola, salobre o marina), afinidad (nerítica u oceánica) y distribución (cosmopolita, fría-templada, subtropical o tropical). Se reconocen las especies típicas de la bahía y aquellas que han producido florecimientos. La riqueza ficoflorística encontrada en Acapulco puede reflejar una condición trófica variable a lo largo del año, con limitación de nutrientes en ciertos

momentos, hecho que se refuerza por las relaciones simbióticas encontradas entre feosomas de cianofitas con dinoflagelados y diatomeas; sin embargo, la presencia de otras especies indicadoras de contaminación, tales como *Euglena pascheri*, *Phaeocystis* sp. y el consorcio *Leptocylindrus mediterraneus* (diatomea)-*Solenicola setigera* (protozoario), muestran que en otros momentos las concentraciones de nutrientes y materia orgánica pueden ser altas. La forma típica de "anfiteatro" que presenta la bahía, propicia que en la época de lluvias reciba gran cantidad de desechos y aguas negras procedentes de los cerros circundantes sumamente poblados. Sin embargo, la bahía de Acapulco parece tener una alta resilencia, probablemente como resultado de un papel conjugado entre las corrientes marinas (que producen un efecto de lavado de la contaminación antropógena) y la depuración producida por la diversidad funcional de la comunidad fitoplanctónica.

Palabras clave: Bacillariophyta, biodiversidad, Dinophyta, fitoplancton, nuevos registros, Pacífico Oriental Tropical.

ABSTRACT

We present the inventory of the planktonic algal flora of the Bahía de Acapulco and surrounding marine area, studied through a decade, including an intensive bimonthly sampling study using plankton net, bottle method and the observation of live samples, from February 2010 to February 2011. It recognized 641 taxa, corresponding to eight algal divisions. The most diverse groups were Dinophyta and Bacillariophyta with 347 and 274 taxa, respectively. Photographs of 131 taxa are presented, corresponding to 38 new records for the Mexican Pacific, 34 taxa were not identified at species level, and 59 taxa represent some taxonomic or ecological interest. Species accumulation curves allow to recognize that the species richness observed in the present study represents a good approximation of the planktonic algal flora from the Bahía de Acapulco. However, more detailed studies over phytoflagellates and picoplankton are necessary. A biological characterization of the phytoplankton community was made according to organization level, type of nutrition, life form, potential harmfulness or toxicity, origin (freshwater, brackish or marine), affinity (neritic or oceanic) and distribution (cosmopolitan, cold-temperate or subtropical-tropical). It recognized the common species of the bay and those that have produced blooms. The high species richness of planktonic algal flora observed in Acapulco may reflect a variable trophic status throughout the year, with nutrient limitation at certain times, condition which agrees with the symbiotic relationships found among phaeosomes (cyanophytes), dinoflagellates and diatoms. However, some species indicative of pollution such as *Euglena pascheri*,

Phaeocystis sp. and the presence of the consortium *Leptocilindrus mediterraneus* (diatom)–*Solenicola setigera* (protozoan), show that some times the concentrations of nutrients and organic matter can be high. The typical form of "amphitheater" that characterizes the bay causes that, during the rainy season, the system receives an input of large amounts of waste and sewage from the surrounding densely populated hills. However, Acapulco Bay seems to have a high resilience, probably as a result of a conjugated role between ocean currents (which produce a washing effect of the anthropogen pollution) and the purification produced by the functional diversity of the phytoplankton community.

Key words: Bacillariophyta, biodiversity, Dinophyta, new records, phytoplankton, tropical Eastern Pacific.

INTRODUCCIÓN

El fitoplancton marino, principal componente fotosintético de los ecosistemas pelágicos, es una comunidad diversa, constituida por alrededor de 5,000 especies de microalgas, distribuidas en aproximadamente 19 clases de 7 divisiones (Tett & Barton, 1995; Lee, 1999; Hernández- Becerril, 2003); entre las que destacan por su riqueza y abundancia Bacillariophyta (diatomeas) y Dinophyta (dinoflagelados). Esta es una comunidad compleja, toda vez que aunque en su mayoría son organismos fotosintéticos y por tanto autótrofos, varias especies son mixótrofas, o incluso totalmente heterótrofas, jugando un papel importante no solo como productores primarios, sino también como consumidores primarios y reciclando en corto tiempo nutrientes en la columna de agua (Gaines & Elbrächter, 1987; Hansen, 1991). Asimismo, principalmente en zonas oligotróficas, se desarrollan interesantes relaciones simbióticas de todo tipo: comensalismo, mutualismo y parasitismo, que permiten a los organismos explotar los recursos del ambiente y sobrevivir bajo condiciones de limitación (Margalef, 1978; Taylor, 1982). Como parte de esta complejidad, en ambientes turbulentos es común encontrar dentro de la comunidad fitoplanctónica, organismos denominados ticoplancton, correspondientes a algas de hábitos principalmente bentónicos (microfitobentos) que son desprendidas del sustrato y acarreadas por las corrientes a la zona pelágica, pero que al no presentar las adaptaciones propias de las especies planctónicas para mantenerse suspendidas, se sedimentan rápidamente al disminuir la energía externa del sistema (Porter, 2008).

De manera general, los cambios en la composición de las comunidades fitoplactónicas responden a condiciones ambientales tales como: luz, temperatura, nu-

trientes, turbulencia y patrones de circulación del agua (Reynolds, 1997; Alves-de-Souza et al., 2008). Además como respuesta a diversos factores, entre los que se encuentran el incremento en las concentraciones de nutrientes, se producen proliferaciones exacerbadas de ciertas especies, causando los eventos denominados como florecimientos algales nocivos (FAN), que tienen consecuencias negativas sobre la biota acuática, debido a que provocan anoxia en la columna de agua, causan daños mecánicos sobre las branquias de los peces, o producen toxinas que envenenan o enferman a otros organismos (Reguera, 2002). En el fitoplancton marino existen unas 300 especies nocivas, de las cuales unas 40 (principalmente dinoflagelados) son tóxicas (Hallegraeff, 2004).

La región del Pacífico Mexicano (PM) presenta una riqueza fitoplanctónica importante, habiéndose registrado como mínimo 875 taxa de diatomeas (Hernández-Becerril & Díaz-Almeyda, 2006; Hernández-Becerril et al., 2010; Meave, 1999, 2002, 2006, 2009; Meave et al., 2001, 2003b, 2008; Moreno et al., 1996; Moreno-Gutiérrez, 2008; Sterrenburg et al., 2003) y 620 dinoflagelados, principalmente en la región costera (Gárate-Lizárraga, 2008; Gárate-Lizárraga & Verdugo-Díaz, 2007; Gárate-Lizárraga et al., 2009; Hernández-Becerril et al., 2003, 2008; Hernández-Becerril & Bravo-Sierra, 2004a,b; Meave et al., 2003b; Okolodkov & Gárate-Lizárraga, 2006; Licea et al., 1995). Debido a su amplitud geográfica (de los 33 °N a los 14 °N), el PM puede dividirse en varias subregiones de acuerdo con sus características climáticas en: a) Pacífico subtropical-templado (Costa Occidental de Baja California), b) Golfo de California, c) Zona de Transición (Bahía de Banderas y zona aledaña), d) Pacífico tropical mexicano (PTM), y e) Golfo de Tehuantepec (Pacheco-Sandoval, 1991; Hendricks, 1993; Meave et al., 2003a). En la porción subtropical-templada, en general, las diatomeas constituyen la comunidad dominante en el fitoplancton, mientras que en la tropical los dinoflagelados llegan a ser más relevantes, o bien su abundancia se intercala en periodos de tiempo con las diatomeas. En particular la parte central del PTM, correspondiente a las costas de los estados de Guerrero y Michoacán, ha mostrado tener una alta riqueza fitoplanctónica (Meave, 2006); seguramente debido a la influencia de corrientes antagónicas (Corriente de California y Corriente Costera de Costa Rica), que producen condiciones fisicoquímicas contrastantes en distintas épocas del año (Transviña, 2002), creando ambientes diversos que posibilitan la expresión de un alto número de especies.

A pesar de que la bahía de Acapulco es uno de los sitos turísticos más concurridos dentro de la porción tropical del PM, y en consecuencia con alto impacto ambiental, son pocas las publicaciones de su flora planctónica. Existe el antecedente de la contribución de Osorio-Tafall (1942), que aunque relevante, es un trabajo an-

tiguo realizado en la región oceánica de la costa de Acapulco y no propiamente en la bahía, cuya flora planctónica actual podría estar bastante modificada. Asimismo existen dos artículos recientes, uno correspondiente a un florecimiento puntual de una especie tóxica (Gárate-Lizárraga et al., 2012) y el otro, un antecedente importante para el presente estudio, ya que corresponde a un reporte de la composición y abundancia de la comunidad fitoplanctónica de Acapulco, en un intervalo de ocho meses consecutivos realizado en el año 2009 (Rojas-Herrera et al., 2012), en el cual se registran 87 especies de microalgas en la columna de agua; seis de ellas reconocidas como dominantes (cuatro diatomeas y dos dinoflagelados). Por el contrario se han realizado estudios faunísticos de varios grupos: zooplancton (Balleza-García & Nestor-Cervantes, 1992; Martínez-Orozco, 2004; Ramírez-Rosas, 2004), poliquetos (Salcedo-Oropeza, 2011), moluscos (García-López, 1994; Barba-Marino, 2009), esponjas (Aguilar-Camacho, 2010), equinodermos (Lucero-Blanco & Herrera-Hernández, 2007), peces (Rendón-Gómez, 1995), reptiles (Nava-Cuevas, 2008), y aves (Cárdenas-Santiago & Jiménez-Escobar, 2001).

El objetivo del presente estudio es mostrar la riqueza fitoplanctónica de la Bahía de Acapulco, a través de los estudios realizados en una década, por personal del Laboratorio de Fitoplancton Marino y Salobre del Departamento de Hidrobiología de la Universidad Autónoma Metropolitana-Unidad Iztapalapa, analizando el esfuerzo de muestreo, reconociendo las especies típicas de la bahía, evaluando además características biológicas y biogeográficas de las especies que conforman las comunidades fitoplanctónicas, para tener una idea de su complejidad, tales como: afinidad biogeográfica, tipo de nutrición (incluyendo aspectos de simbiosis mutualistas o parasitismo), hábito (o forma de vida) y nivel de organización. Además, dado que los fenómenos de Florecimientos Algales Nocivos (FAN) son frecuentes en la bahía de Acapulco (com. pers. miembros del Laboratorio Estatal de Salud Pública del Estado de Guerrero), en este trabajo se hace énfasis también en el reconocimiento de las microalgas tóxicas y/o nocivas, presentes y recurrentes en la bahía; así como en los taxa que por su abundancia se han exhibido como florecimientos.

Es importante señalar que la presente corresponde a la primera publicación de una serie planeada, con las cuales se analizará no solo la presencia de las especies planctónicas, sino también su distribución, por lo que en esta contribución nos hemos concentrado en registrar el listado y cualidades de las algas encontradas en distintos sitios y momentos en la bahía de Acapulco, a lo que hemos llamado riqueza, de acuerdo con Magurran (2004), para que sobre esta base, en una publicación subsiguiente, abordar aspectos de la estructura de las comunidades. Sin embargo, a pesar de que en esta publicación no se hará un análisis exhaustivo de los datos am-

bientales, en los resultados mostramos también los valores promedio mensuales de varios parámetros fisicoquímicos, registrados en más de 40 sitios, desde febrero de 2010 hasta febrero de 2011, con datos adicionales de octubre de 2009.

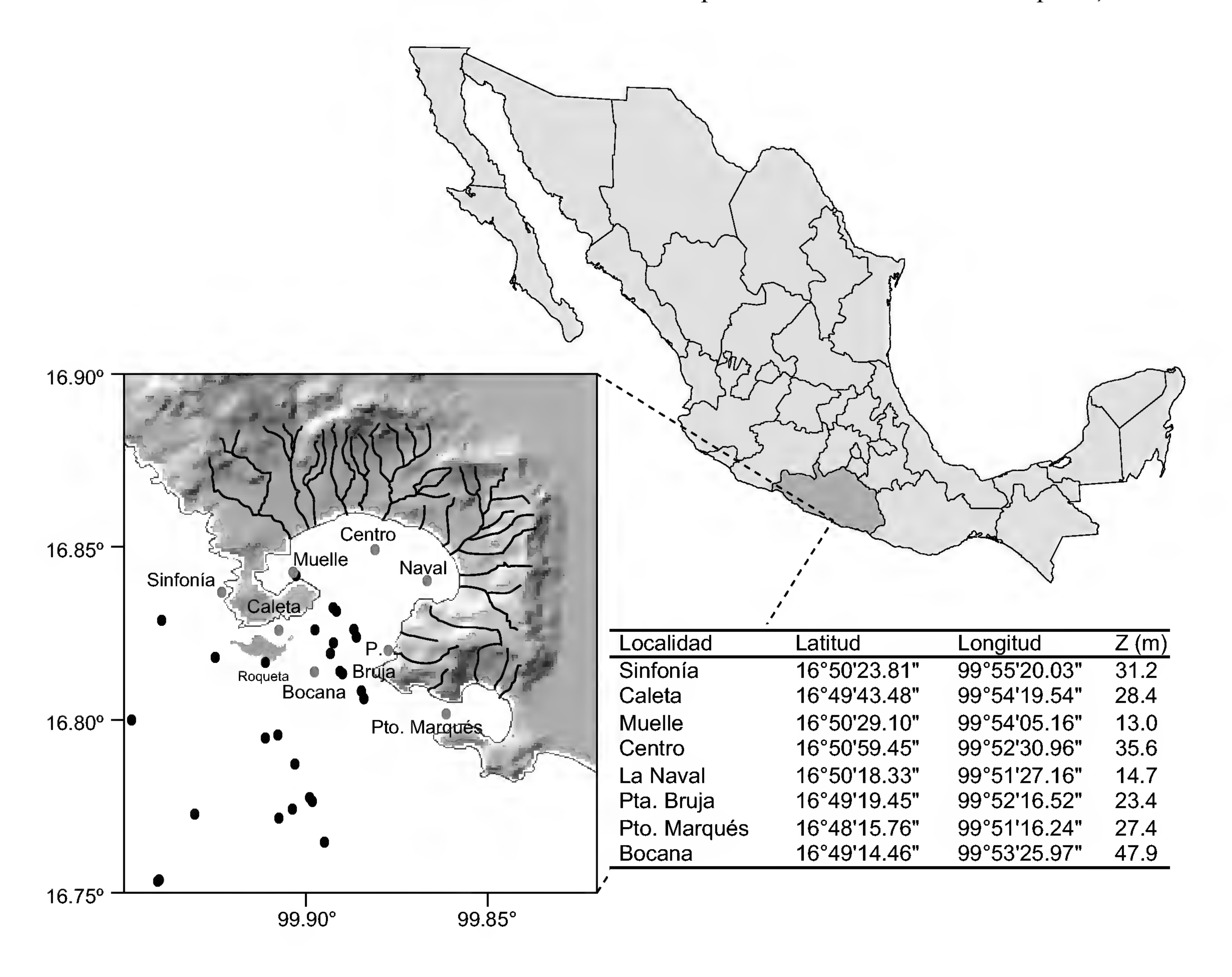
MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La bahía de Acapulco se localiza en la plataforma del estado de Guerrero (99°50'52"-99°56' N y 16°47'-16°51'40" O; Fig. 1); tiene una forma semicircular, una longitud aproximada de 7 km y una anchura promedio de 10 km. Sus profundidades oscilan entre los 10 y 30 m, pero dada su cercanía con la Trinchera Mesoamericana (Flamand-Swaner, 1991), apenas en su entrada ya existen profundidades de 50 m y 20 km mar adentro, incluso los 400 m. Toda la bahía tiene sedimentos arenosos, pero hacia la boca se encuentran sedimentos más finos: arenas lodosas y lodos arenosos (Emery, 1967; Kulm et al., 1975), porque los sedimentos finos se mantienen suspendidos, depositándose hasta llegar a mar abierto. El relieve costero tiene forma de anfiteatro (Ramírez, 1987), creado por un macizo de montañas que rodean a la bahía con una altitud promedio de 500 m, con un bloque montañoso al norte, de 920 m, que se extiende en dirección NO-SE, y otro al sur, de 460 m de altitud en el Cerro del Vigía. De estas montañas, durante la época de lluvias surgen una serie de arroyos temporales que drenan a la bahía (Fig. 1), y que son el principal medio de transporte de materia orgánica y basura, desde la zona urbana hasta la costera, contribuyendo con ello a su contaminación (Mayo-Vera, 2004). De hecho, uno de los arroyos de aguas negras más importantes, denominado El Camarón, descarga entre las playas de Tamarindos y Hornitos, justo en la parte central de la bahía, frente al Morro del Obispo.

El clima es de tipo Aw (tropical lluvioso con lluvias en verano; Tamayo, 1970), con temperaturas mayores de 18 °C todo el año, precipitaciones promedio mayores de 100 mm entre junio y octubre (temporada de lluvias) y menores de 4 mm entre febrero y abril (temporada de secas; Mayo-Vera, 2004). De mayo a noviembre la región es afectada por depresiones tropicales, que pueden convertirse en tormentas tropicales y en ocasiones formar huracanes o ciclones (Tamayo, 1970).

Aunque existen pocos estudios sobre las corrientes de la bahía, dos de ellos, el de la Secretaría de Marina (Anónimo, 1979) y el de Dionni y Romo (1984, en Ramírez-Rosas, 2004), señalan que entre la isla La Roqueta y la costa occidental de la bahía, se genera una corriente con velocidad aproximada de 30 cm/seg (Anónimo,



Localidad	Latitud	Longitud	Z (m)
Sinfonía	16°50'23.81"	99°55'20.03"	31.2
Caleta	16°49'43.48"	99°54'19.54"	28.4
Muelle	16°50'29.10"	99°54'05.16"	13.0
Centro	16°50'59.45"	99°52'30.96"	35.6
La Naval	16°50'18.33"	99°51'27.16"	14.7
Pta. Bruja	16°49'19.45"	99°52'16.52"	23.4
Pto. Marqués	16°48'15.76"	99°51'16.24"	27.4
Bocana	16°49'14.46"	99°53'25.97"	47.9

Fig. 1. Ubicación de área de estudio, con topografía costera, hidrografía y sitios de colecta en la Bahía de Acapulco y zona marina aledaña. En rojo los ocho sitios donde se colectó bimestralmente durante el ciclo de febrero de 2010 a febrero de 2011, indicando en la tabla adjunta las coordenadas geográficas y la profundidad total de estos sitios. Todos los sitios marcados en negro y ubicados por fuera de la Bocana, se consideran localidades costeras. El mapa se construyó a partir de la línea de costa obtenida del Shoreline/coastline Resources del National Geophysical Data Center (NOAA), al cual se le agregaron los datos de topografía e hidrografía de cartas obtenidas de Instituto Nacional de Geografía y Estadística (Anónimo, 2005). Se ubicaron los 41 sitios muestreados en la bahía de Acapulco y zona marina aledaña desde el año 2000, con ayuda del software SigmaPlot10 (Systat Software Inc., 2006).

1979) que produce un hundimiento de agua en las proximidades del Bajo La Hierbabuena, lo que junto con los vientos que soplan del oeste, influencia la existencia de corrientes con dirección oriental en el interior de la misma, de manera que el agua la recorre y vuelve a salir a mar abierto a la altura de Punta Bruja (Fig. 1).

Con respecto a las condiciones ambientales de la columna de agua de Acapulco, Domínguez-Parra (1979) en un estudio realizado entre octubre de 1978 a

marzo de 1979, mostró que eran muy variables, con temperaturas promedio de 28.5 a 30.5 °C, transparencia de 3.8 a 11.1 m, salinidad de 31.97 a 34.98, concentraciones de oxígeno de 3.73 a 4.45 mg L^{-1}, de amonio de 0.73 a 1.68 mg L^{-1}, de nitratos de 0.43 a 0.47 mg L^{-1} y de fosfatos de 0.034 a 0.332 mg L^{-1}.

Muestreo de fitoplancton

La información sobre la riqueza fitoplanctónica de la Bahía de Acapulco se obtuvo a través del análisis de 484 muestras, de las cuales 88 son muestras fijadas correspondieron a las recolectadas con red, 364 a las fijadas obtenidas con botella Van Dorn y 32 a las observadas en vivo (Cuadro 1). Las muestras fueron tomadas dentro de la bahía y zona costera aledaña, cubriendo diferentes épocas climáticas y sitios georreferenciados con GPS, entre mayo de 2000 y octubre de 2009 (Cuadro 1, Fig.

Cuadro 1. Número y fecha de colecta de muestras de fitoplancton revisadas (Núm. M.) por tipo de muestreo (botella, red o viva).

Botella		Red*		Viva	
Fecha	Núm. M.	Fecha	Núm. M.	Fecha	Núm. M.
Nov./2007	1	Mayo/2000	8	Oct./09	4
Mayo/2008	10	Sept./2000	5	Marzo/2010	4
Junio/2008	27	Oct.20/00	5	Mayo/2010	4
Sept./2008	11	Nov./2002	12	Julio/2010	8
Oct./2009	37	Mayo/2003	5	Sept./2010	4
Marzo/2010	38	Junio/2003	2	Nov./2010	4
Mayo/2010	41	Nov./2003	3	Enero/2011	4
Julio/2010	80	Junio/2004	6		
Sept./2010	40	Nov./2006	4		
Nov./2010	38	Marzo/2007	2		
Enero/2011	41	Feb./2008	7		
		Feb./2009	1		
		Oct./2009	9		
		Mayo/2010	10		
		Junio/2010	8		
		Julio/2010	1		
Total	364		88		32

*Incluye arrastre horizontal y vertical, realizados en el mismo sitio.

1), y a partir del mes de febrero de 2010 hasta febrero de 2011, se realizó un muestreo intensivo, sistemático y continuado, con recolectas mensuales en 5 sitios en el interior de la bahía (Muelle, Centro, La Naval, Punta Bruja y Bocana) y 3 en la zona costera aledaña (Sinfonía, Caleta y Puerto Marqués; Fig. 1); toda la información fue vertida en la base de datos Biotica (CONABIO) para facilitar el manejo de la información.

Se usó una embarcación de motor, para la recolección del material con redes de fitoplancton de 54 µm y 20 µm de abertura de poro, mediante arrastres horizontales y verticales, fijando el material in situ con formalina neutralizada (hasta alcanzar una concentración final de 4%). También se tomaron muestras con botella Van Dorn (a 1, 3, 5, 10, 20, 30 y 50 m, o fondo según la profundidad del sitio), las cuales fueron preservadas con una solución de lugol ácido (Throndsen, 1978). Todas las muestras fijadas fueron depositadas en la colección de Fitoplancton Marino (FpM) de la Universidad Autónoma Metropolitana-Unidad Iztapalapa.

Con la idea de registrar dinoflagelados desnudos y fitoflagelados (organismos frágiles que se afectan severamente o explotan con los fijadores), durante los muestreos mensuales del año 2010-2011, se obtuvieron también materiales con botella Van Dorn a 1, 3 y 5 m de profundidad, con las cuales se llenó a tope un garrafón de 10 L, que fue protegido de la luz y cambios de temperatura hasta su transporte a tierra, donde el material se concentró a través de un sistema de filtración inversa (Dodson & Thomas, 1978), observándose inmediatamente bajo el microscopio óptico. De los organismos vivos se tomaron videos cuando su movimiento era activo, y/o fotografías. En el caso de los videos, las imágenes se separaron como fotogramas.

Parámetros físico-químicos

Desde febrero de 2010 hasta febrero de 2011 (incluyendo también datos de octubre de 2009), se evaluaron mensualmente los parámetros fisicoquímicos: temperatura del agua, salinidad y oxígeno disuelto con ayuda de sondas multiparamétricas (YSI-556 MPS, YSI-550A y Thermo-Orion StarTM), las cuales fueron previamente calibradas según las recomendaciones del fabricante. Para la evaluación de los nutrientes: nitratos+nitritos ($NO_{3+}NO_2$), amonio (NH_4), ortofosfatos (PO_4), silicatos (SiO_2), así como la biomasa fitoplanctónica (Cl-*a*), las muestras de agua fueron filtradas in situ y congeladas hasta su análisis en el laboratorio (con filtros GF/F de 0.7 µm de abertura de poro). Para la determinación de nutrientes se emplearon las siguientes técnicas: nitratos más nitritos, método de reducción por columnas Cd-Cu (Strickland & Parsons, 1972); para el amonio el de azul de indofenol (Solórzano, 1969); para los ortofosfatos el del ácido ascórbico-molibdato (Murphy & Riley, 1962); y los silicatos se determinaron de acuerdo con el método del ácido p-

silicomolíbdico (Schwartz, 1942). Para evaluar la biomasa (Cl-*a*) se utilizó el método espectrofotométrico (Parsons et al., 1984).

A partir de los datos diarios de la estación meteorológica ubicada en Acapulco (Anónimo, 2010b), se obtuvieron los promedios mensuales de precipitación pluvial del periodo de 1973 a 2009 y se compararon con los del año 2010, con el fin obtener las variaciones del año de estudio (2010), con respecto al promedio de los 36 años anteriores.

Trabajo de laboratorio

Los organismos fueron observados con un microscopio Leica-Diastar DMLB (con iluminación de campo claro, contraste de fases y fluorescencia). Para facilitar la identificación de las especies, las frústulas de las diatomeas se oxidaron siguiendo el método de Simonsen (1974), realizando laminillas permanentes con resina sintética con un alto índice de refracción (Hasle, 1978). En el caso de los dinoflagelados, para facilitar la observación de las placas de su teca celulósica, se usó el colorante Tripan blue e iluminación de campo claro o bien el fluorocromo Calcofluor White y fluorescencia (Fritz & Triemer, 1985). Algunas muestras fueron seleccionadas para su observación al microscopio electrónico de barrido (JEOL JSM-5900LV, con 10-15 kv de voltaje de aceleración).

Los taxa fueron identificados hasta el nivel de género, siguiendo los esquemas de Round et al. (1990) para Bacillariophyta; Fensome et al. (1993) para Dinoflagellata, sin embargo, en este estudio se clasifican a los dinoflagelados como algas de la división Dinophyta, según el sistema de clasificación de Hoek et al. (1995); Heimdal (1997) y Hoek et al. (1995) para Heterocontophyta; Throndsen (1997) y Whittaker (1959) para Prymnesiophyta y Euglenophyta respectivamente; Bourrelly (1972) para Chlorophyta; y Komárek & Anagnostidis (2005) para Cyanophyta.

Con la idea de caracterizar a la comunidad microalgal, se registró el nivel de organización de cada taxon, reconociéndose cuatro categorías: a) unicelular móvil o flagelada, b) unicelular no flagelada, c) colonia-cenobio, d) filamento-cadena.

A través de la consulta de las obras de Gaines & Elbrächter (1987), Prézelin (1987), Balech (1988), Bérard-Therriault et al. (1999), Hasle y Syvertsen (1997), Kofoid y Swezy (1921), Steidinger y Tangen (1997), y de las propias observaciones, se registró el tipo de nutrición de cada taxon, reconociéndose las siguientes tres categorías: a) fotosintéticas, b) mixotróficas, y c) heterótrofas, incluyendo a las osmótrofas, las fagótrofas y a las parásitas.

Se registró el hábito o forma de vida de cada taxon, definiendo si eran planctónicos o ticoplanctónicos (Porter, 2008), usando principalmente las obras de Meave

et al. (2003a), Krayesky et al. (2009) y Steidinger y Tangen (1997). Asimismo se registró la distribución mundial de cada una de las especies, con base en la información de Bérard-Therriault et al. (1999), Hasle y Syvertsen (1997), Kofoid y Swezy (1921), Licea et al. (1995) y Moreno et al. (1996), considerando cuatro categorías: Tropical (Tr), Subtropical (Sbt), Templada (Tm) y Fría (Fr). Se anotó además su ubicación ecológica: dulceacuícola, salobre o marina y su afinidad nerítica (especies costeras) u oceánica (especies de mar abierto).

Con base en la premisa de que la mayoría de las especies nocivas, aun teniendo la capacidad de generar toxinas pueden producirlas o no, dependiendo de ciertas condiciones ambientales y de su abundancia, se consideró también el potencial de toxicidad de cada uno de los taxa, con base en la revisión de literatura (Steidinger &Tangen, 1997; Cronberg et al., 2004; Fryxell & Hasle, 2004; Hallegraeff & Hara, 2004; Moestrup & Thompsen, 2004; Taylor et al., 2004).

En el caso de las muestras de botella, además de hacer la identificación de las especies, se cuantificó su abundancia por el método de Utermöhl (Edler & Elbrächter, 2010), usando un microscopio invertido Motic y cubetas de sedimentación de 25, 50 o 100 ml, dependiendo de la concentración de fitoplancton en las capturas. Se determinó la abundancia relativa de la composición de taxa por muestra, tanto en las de red como en las de botella. En el caso de las primeras, los conteos se hicieron sobre preparaciones en fresco, contando células a través de transectos hasta llegar a 400; y en las de las segundas, estos se hicieron sobre las cámaras de sedimentación, mediante el método de transectos a 40x o 60x, hasta llegar a 400 células. Los valores obtenidos fueron convertidos a porcentaje para obtener la abundancia relativa, estableciéndose cuatro categorías: raras (< 10%), escasas (10 - < 30%), comunes (30 - < 80%) y abundantes (> 80%); los taxa contenidos en esta última fueron considerados como los formadores de florecimientos. La frecuencia de aparición de cada uno de los taxa se obtuvo sumando el número de muestras donde cada uno de ellos estuvo presente, y dividiendo tal valor entre el número total de muestras revisadas (n = 484). Las especies típicas del fitoplancton de la bahía, son aquellas que resultaron con valores de frecuencia mayores de 50%.

Además se evaluó si el esfuerzo de muestreo realizado era representativo de la riqueza total de especies presente en la bahía, para lo cual se desarrollaron curvas de acumulación de especies (Palmer, 1990; Magurran, 2004) con el programa informático PRIMER versión 6.1.4, utilizando la constante de riqueza máxima (S_{max}) del estimador de Michaelis-Menten, para generar una asíntota con 100 permutaciones, con el fin de mejorar su estimación (Clarke & Gorley, 2006). Para las muestras de

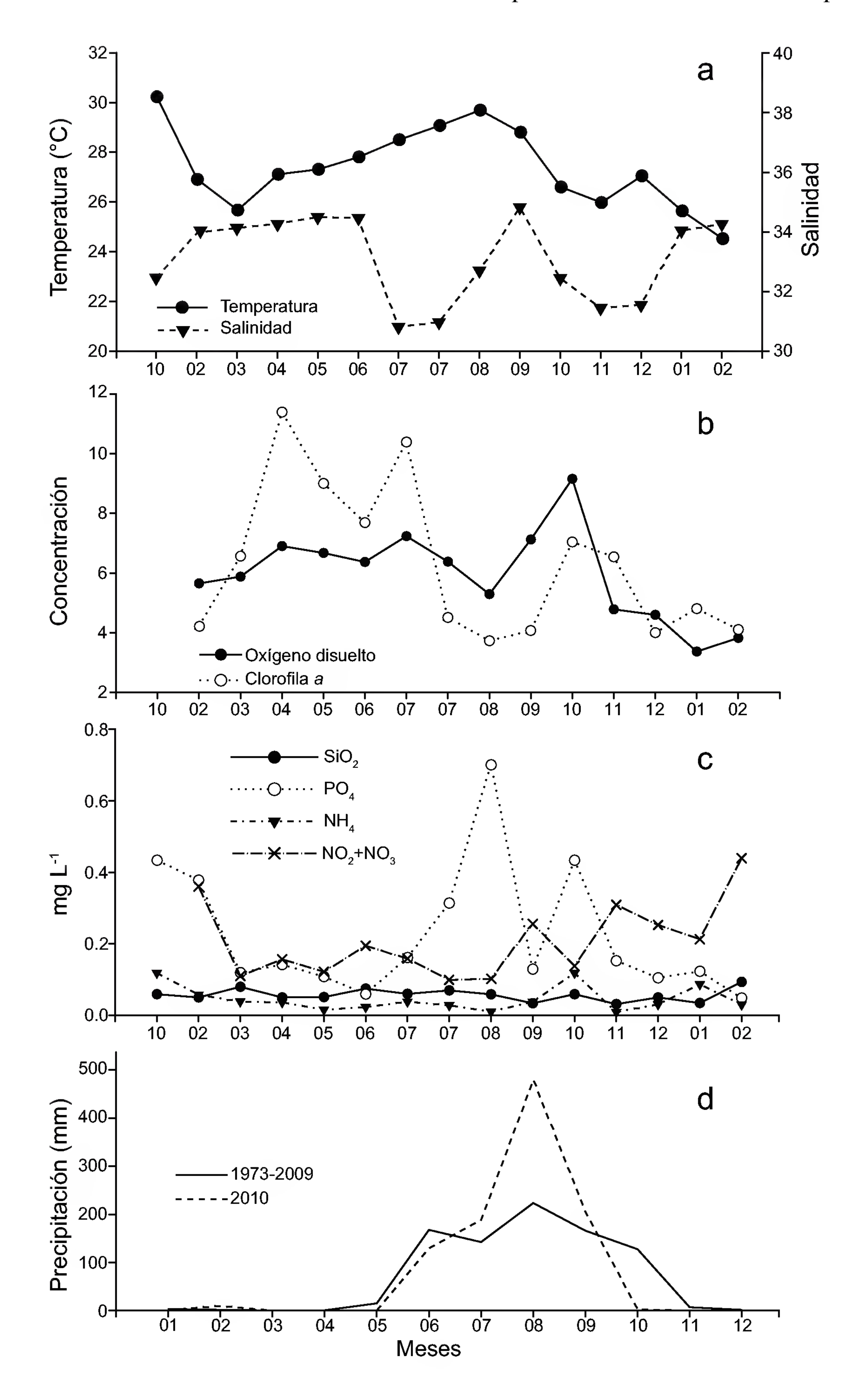
botella se utilizó el dato de densidad del taxon (número de células/ml) y para las muestras de red solo la información de presencia/ausencia.

También se analizó el método de muestreo (red, botella y muestra viva), con el cual cada una de las especies pudo ser registrada, para conocer la eficiencia de captura de los distintos métodos de recolecta y la forma en que los diferentes taxa pudieron ser censados.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Parámetros ambientales

Los valores obtenidos de la evaluación de los parámetros ambientales y biomasa por clorofila-*a* en 8 sitios de colecta y varias profundidades, a partir de un n = 589 observaciones por parámetro, mostraron datos muy variables de temperatura, entre 19.3 y 31 °C, con los valores más altos (> 28 °C) de junio a octubre (Fig. 2a). La salinidad osciló entre 29.5 a 38.3, con los números más bajos en época de lluvias y hasta el inicio de las secas (julio a diciembre), encontrando dos picos de alta salinidad, uno en septiembre y otro en febrero 2010 (Fig. 2a), que coincidieron también con disminución de temperatura, lo que podría indicar la intrusión de agua menos cálida y más salina, producida posiblemente por una surgencia local. Las concentraciones de oxígeno disuelto oscilaron entre 0.79 a 11.19 mg L^{-1}, con el dato más alto en octubre de 2010 y los más bajos en época de secas (Fig. 2b). Los valores de biomasa también fueron muy variables, entre 1 x 10^{-3} a 46.28 mg m^{-3}, con los máximos observados en la época seca (Fig. 2b). Respecto a los nutrientes, tanto los ortofosfatos (2.2 x 10^{-3} - 1.29 mg L^{-1}), como los nitritos + nitratos (4.9 x 10^{-5} - 27.6 mg L^{-1}), variaron considerablemente a lo largo del año; siendo los primeros más abundantes en la época de lluvia intensa, y los segundos aumentando gradualmente hacia finales del año, con los máximos en la época seca y menos cálida. Los silicatos: 2.2 x 10^{-3} - 0.5 mg L^{-1}, presentaron valores constantes a lo largo del año (Fig. 2c), a semejanza del amonio: 5 x 10^{-3} - 0.48 mg L^{-1}, que registró ligeros picos en el mes de octubre (al terminar las lluvias). El comportamiento general de los distintos nutrientes evaluados a lo largo del año, mostró bastante semejanza con los datos obtenidos por Rojas-Herrera et al. (2012); sin embargo en el presente estudio, los valores de ortofosfatos fueron más elevados que los de amonio, posiblemente como resultado de la alta precipitación pluvial recibida en 2010, en comparación con el promedio de la misma registrada en los 36 años anteriores, como lo muestra la figura 2d. Las altas concentraciones de ortofosfatos, también podrían ayudar a explicar los FAN de dinoflagelados ocurridos en el año 2010.



Figs. 2a-d. Gráficos de parámetros ambientales del ciclo febrero 2010 a febrero 2011 (incluido octubre 2009). a) Temperatura (°C) y salinidad; b) Oxígeno disuelto (ml L^{-1}) y biomasa (Cl-*a*, mg m^{-3}); c) Concentración en mg L^{-1} de silicatos, ortofosfatos, amonio y nitratos+nitritos; d) Comparación de la precipitación pluvial (mm) promedio mensual de 36 años y promedio mensual del año 2010.

Composición específica

A partir de la revisión de 484 muestras (de red, botella y "vivas"), se identificó un total de 641 taxa de organismos planctónicos y ticoplanctónicos (Apéndice 1), pertenecientes a 8 divisiones, 14 clases, 49 órdenes, 89 familias y 168 géneros (Apéndice 2 y Cuadro 2). El grupo más diverso fue el de los dinoflagelados (Dinophyta) con 347 taxa, seguido de las diatomeas con 274 taxa (Apéndice 1). Ambos sumaron un porcentaje total de 96.8%, por lo que la contribución de otros grupos microalgales a la flora planctónica de la Bahía de Acapulco, no parece ser importante. Sin embargo, el hecho de haber registrado momentos en la bahía de Acapulco, en los cuales fue abundante el protozoario *Myrionecta rubra* Jankowski, que se alimenta de dinoflagelados, que a su vez se nutren de fitoflagelados haptofitas (Johnson & Stoecker,, 2005), así como al consorcio *Leptocilindrus mediterraneus*- *Solenicola setigera* que se nutre de picoplancton (Gómez, 2007), demuestra que al menos en ciertos momentos, las poblaciones de fitoflagelados y picoplancton deben ser importantes en la Bahía de Acapulco y que es necesario continuar realizando estudios florísticos específicos para esos grupos.

Los géneros de Bacillariophyta con mayor número de taxa (Apéndice 2) fueron: *Chaetoceros* (48), *Rhizosolenia* (13), *Thalassiosira* (11), *Nitzschia* (10) y *Coscinodiscus* (8), y de Dinophyta: *Neoceratium-Ceratium* (69), *Protoperidinium* (62), *Gymnodinium* (18), *Dinophysis* (16), *Gonyaulax* (16), *Phalacroma* (15), *Prorocentrum* (13), *Oxytoxum* (10), *Gyrodinium* (10) y *Karenia* (8). El género *Neoceratium*, fue erigido recientemente al encontrar un carácter taxonómico constante (cinco

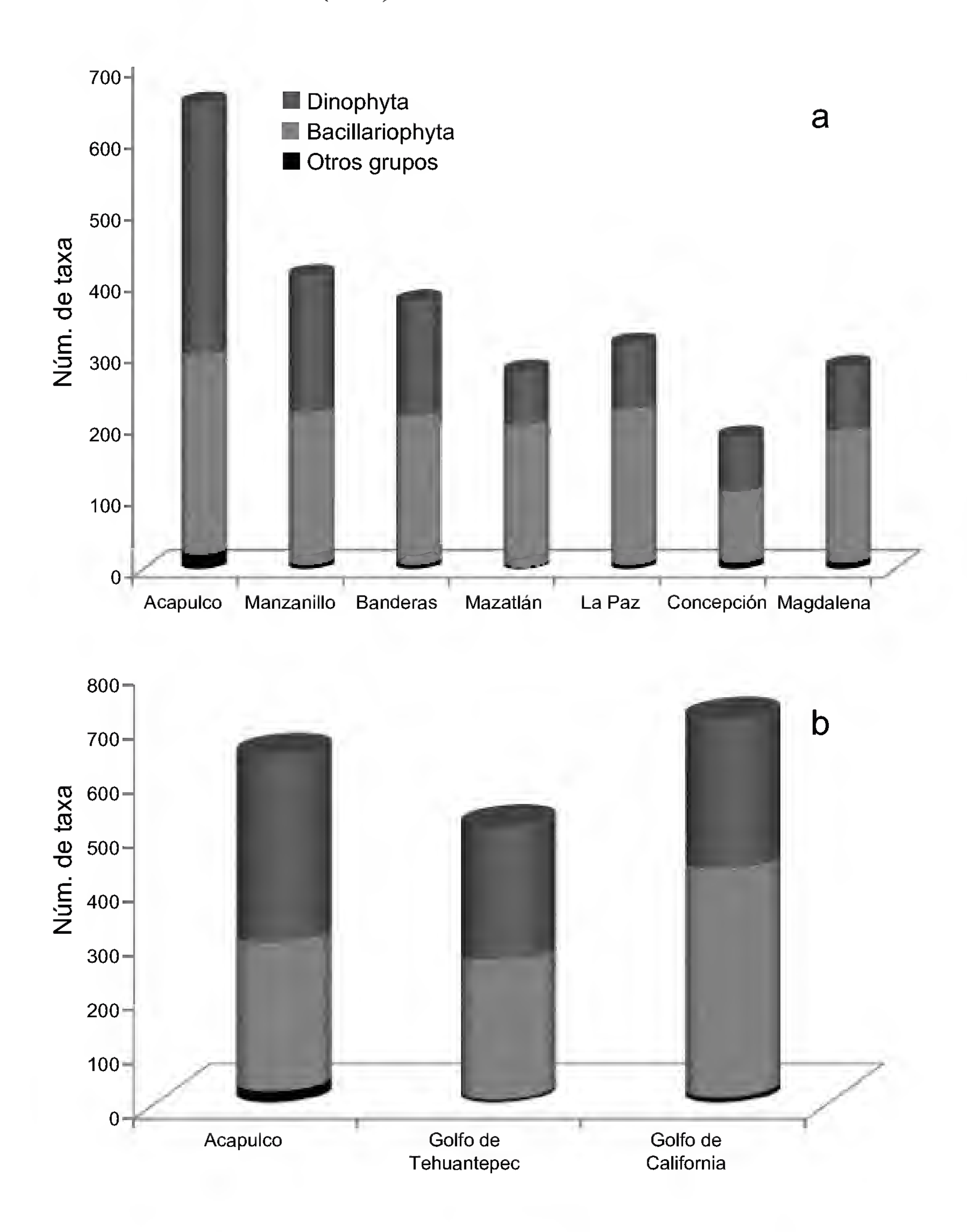
Cuadro 2. Número de taxa por división, clase, orden, familia y género; y porcentaje por división. Arreglados por número de taxa.

Grupos	Divisiones	Clases	Órdenes	Familias	Géneros	Taxa	%
Dinophyta	1	3	9	29	63	347	54.1
Bacillariophyta	1	3	29	46	88	274	42.7
Heterocontophyta	1	3	3	3	5	6	0.9
Cyanophyta	1	1	3	4	4	5	0.8
Prymnesiophyta	1	1	2	3	4	4	0.6
Chlorophyta	1	1	1	1	1	2	0.3
Euglenophyta	1	1	1	2	2	2	0.3
Zoomastigophora	1	1	1	1	1	1	0.2
Totales	8	14	49	89	168	641	100

placas cingulares en lugar de seis) en las especies marinas que fue sustentado por estudios moleculares (Gómez et al., 2010); sin embargo en este trabajo 23 taxa infraespecificos (variedades y formas) fueron clasificados todavía dentro del género *Ceratium*, ya que formalmente no han sido transferidos a *Neoceratium* (de esta manera son citados como *Neoceratium* (*Ceratium*) en en los apéndices 1 y 2). A pesar de que todas las especies fitoplanctónicas reportadas por Rojas-Herrera et al. (2012) fueron también registradas en el presente estudio, llama la atención la diferencia en los valores de la riqueza consignados en ambas contribuciones (641 vs. 89), pero sobre todo el hecho de que en el total de las 484 muestras de red y botella analizadas en el presente estudio, *Chaetoceros tetrastichon* nunca llegó a ser dominante en la bahía de Acapulco, como lo mencionan tales autores.

La comparación del número de especies fitoplanctónicas de la Bahía de Acapulco con respecto a otras seis bahías ubicadas en el PM: Bahía de Manzanillo, Col. (404 taxa), Bahía de Banderas, Jal. (373 taxa), Bahía Mazatlán, Sin. (373 taxa), Bahía La Paz, B.C.S. (279 taxa), Bahía Concepción, B.C.S. (183 spp.) y Bahía Magdalena, B.C.S. (279 spp.), mostró que a pesar de su pequeño tamaño, Acapulco presenta una mayor riqueza, y lo más importante una mayor proporción de Dinophyta con relación a Bacillariophyta (Fig. 3a), lo cual concordó con los resultados florísticos mostrados por Rojas-Herrera et al. (2012). Fue interesante también observar que la diversidad fitoplanctónica de Acapulco incluso es mayor que la registrada para el Golfo de Tehuantepec y bastante cercana a la del Golfo de California (Fig. 3b); sobre todo porque ambos golfos son regiones mucho más extensas y con una dinámica oceanográfica fluctuante y dinámica, debido a la existencia de surgencias (Lluch-Cota et al., 1997; Lluch-Cota, 2000).

A pesar del esfuerzo realizado para la identificación del fitoplancton, 57 taxa no pudieron ser determinados al nivel de especie, debido a la carencia de información de rasgos diagnósticos, o bien al hecho de que sus características no coincidieron con la descripción de algún taxon descrito revisado. Se presentan fotografías de 32 taxa no identificados, correspondientes a 16 Bacillariophyta: *Achnanthes* sp. (Fig. 4), *Chaetoceros* spp. (Figs. 5-7), *Diploneis* sp. (Fig. 8), *Hantzschia* sp. (Fig. 9); *Haslea* sp. (Fig. 10), *Lyrella* sp. (Fig. 12), *Navicula* sp. (Fig. 13), *Petroneis* sp. (Fig. 14), *Pinnularia* sp. (Fig. 15), *Pleurosigma* spp. (Figs. 16-17), *Skeletonema* sp. (Fig. 11) y *Thalassiosira* spp. (Figs. 18-19); 11 Dinophyta: *Gonyaulax* sp. (Fig. 20), *Gymnodinium* spp. (Figs. 22-24), *Gyrodinium* sp. (Fig. 25), *Heterodinium* sp. (Fig. 21), *Scrippsiella* sp. 1 (Figs. 27, 34), *Scrippsiella* sp. 2 (Figs. 35-36); *Oxytoxum* spp. (Figs. 28-29) y *Phalacroma* sp. (Fig. 30); una Cryptophyceae al parecer perteneciente al género *Hillea* sp. (Fig. 38); una (o dos) Primnesiophyta (o Hapto-



Figs. 3a-b. Comparación del número de taxa de fitoplancton encontrados en la Bahía de Acapulco con respecto al de diferentes localidades en el Pacífico Mexicano incluyendo las referencias de donde se tomó la información. a) Diferentes bahías del PM: Bahía de Manzanillo (Meave, 2006; Quijano-Seggia, et al., 2011), Bahía Banderas (Bravo-Sierra, 1999; Meave, 2006), Bahía Mazatlán (Cortés-Altamirano & Pasten-Miranda, 1982a,b, 1985; Rojas-Trejo, 1984; Priego-Martínez, 1985), Bahía Concepción (Gárate-Lizárraga, 1991; Band-Schmidt, 2004; Morquecho & Lechuga-Devéze, 2004; Estradas-Romero et al., 2009), Bahía La Paz (Gárate-Lizárraga & Verdugo-Díaz, 2007; Gárate-Lizárraga & Muñetón-Gómez, 2009; Gárate-Lizárraga et al., 2009; Gárate-Lizárraga & González-Armas, 2011) y Bahía Magdalena (Gárate-Lizárraga, 1989, 1992; Gárate-Lizárraga et al., 2007, 2010). b) Golfos del PM: Golfo de Tehuantepec (Aké-Castillo, 1997; Aké-Castillo et al., 1999; Hernández-Becerril & Bravo-Sierra, 2004a,b; Hernández-Becerril & Diaz-Almeyda, 2006; Gárate-Lizárraga, 2008; Meave del Castillo y Hernández-Becerril, 1998) y Golfo de California (Licea et al., 1995; Moreno et al., 1996).

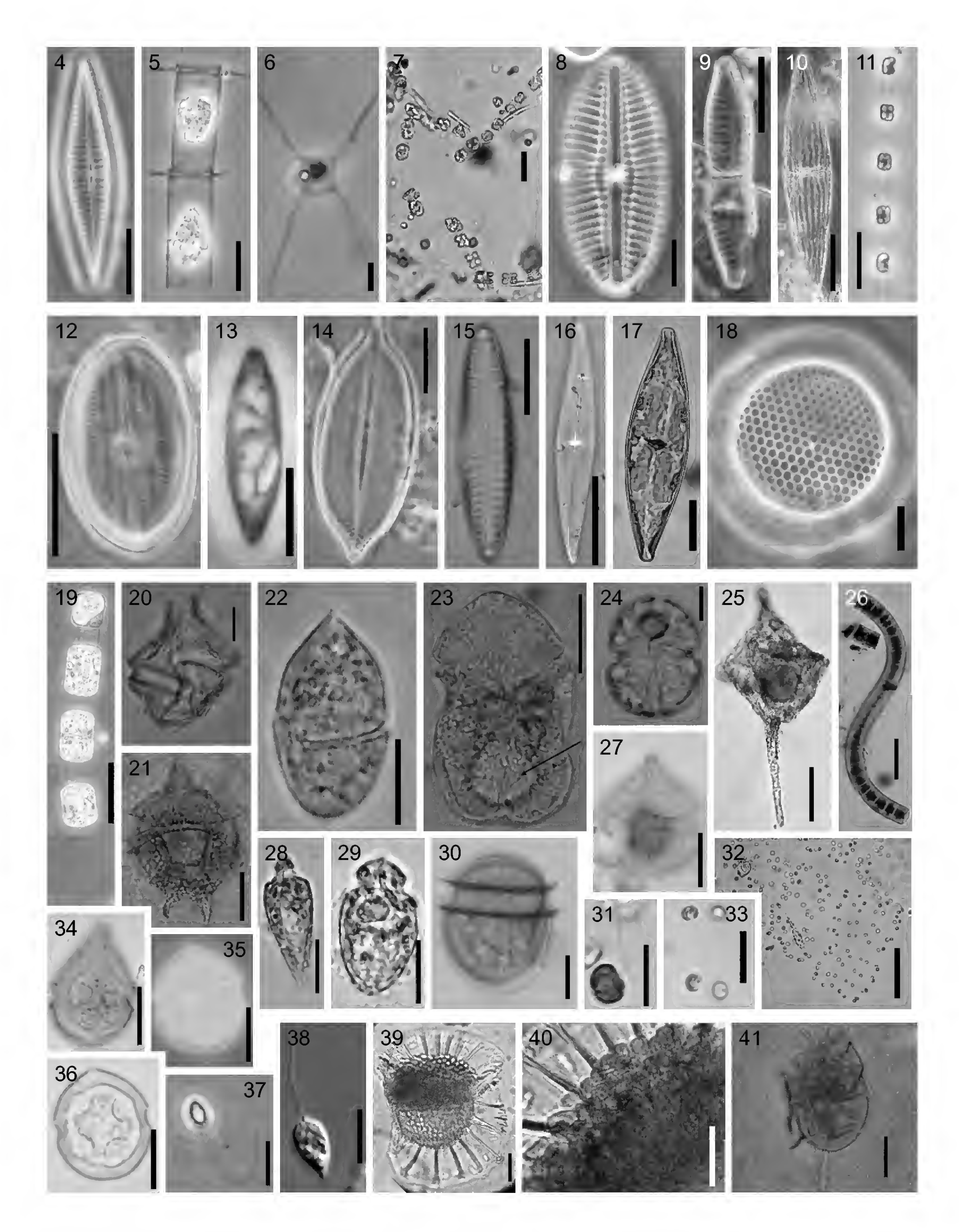
phyta): *Phaeocystis* spp. (Figs. 30, 31-32); y tres Cyanophyta: *Synechoccocus* sp., *Synechocystis* sp. (Figs. 39-41) y *Trichodesmium* sp. (Fig. 26). Por último también una Zoomastigophora (Choanoflagellidae) faltó de ser determinada incluso al nivel genérico, ya que no fue posible observar con claridad la loriga (Fig. 37). Entre la ficoflora registrada, llamaron la atención dos clorofitas del género *Pediastrum* en la bahía de Acapulco, que claramente evidencian la entrada de arroyos de agua dulce a la bahía en la época de lluvia.

Dentro del total de especies encontradas en la Bahía de Acapulco, en el presente trabajo se ilustran también aquellas que ya habían sido reportados para el PM con anterioridad, pero de los cuales existen pocos registros: *Planktoniella muriformis* (Fig. 42, MEB), *Achradina pulchra* (Figs. 43-44), *Cochlodinium convolutum* (Fig. 45), *C. fulvescens* (Fig. 46), *Erythropsidinium* cf. *agile* (Figs. 47-48) y *Gonyaulax sphaeroidea* (Fig. 49).

Taxa registrados con problemática taxonómica

Con respecto a la presencia de especies raras e interesantes desde el punto de vista taxonómico, podemos resaltar a los dinoflagelados del género *Alexandrium;* uno de ellos presente en la bahía sobre todo en los meses de marzo y noviembre de 2010, mostró una morfología que corresponde con *Alexandrium tamarense* (Lebour) Balech (Figs. 50-52). Sin embargo, en la literatura se menciona que *A. tamarense* es de aguas frías (10-16 °C; Itakura & Yamaguchi, 2001), y que está ampliamente distribuida en las regiones frías y templadas de ambos hemisferios de todos los océanos (Taylor et al., 2004), mientras que en Acapulco la temperatura fue cálida, variando entre 23 y 28 °C, en las distintas profundidades del periodo en el cual dicha especie se registró. *Alexandrium tropicale* Balech es bastante semejante a *A. tamarense* y se distribuye en aguas cálidas (Balech, 1995); sin embargo, descartamos ese nombre porque los organismos de Acapulco, presentaron la primera placa apical (1′) más ancha, el poro ventral más pequeño y en posición menos basal, y la placa sulcal posterior (Sp) más alargada y sin poro de conexión, en comparación con *A. tropicale.* A pesar de lo anterior, sería conveniente no descartar totalmente la posibilidad de que corresponda a otro taxon tropical y no a *A. tamarense*, para lo cual sería necesario hacer un estudio más detallado de la morfología de los ejemplares mexicanos, incluyendo la secuenciación del ADN para confirmar la especie.

Otro taxon interesante fue *Alexandrium fraterculus* (Figs. 53-54), que aunque ya había sido registrada para el PM, se ilustra por vez primera; y por último otro identificado como *A.* cf. *ostenfeldii* (Figs. 55-56) que en general concordó bien con la forma y dimensiones de tal especie, e incluso al microscopio óptico se le observó



Pie de figura en página opuesta.

el poro ventral de la placa 1´ en posición basal, aunque no fue posible fotografiarlo. Sin embargo, surgió la duda de su identidad porque los organismos de Acapulco formaban cadenas con dos células, mientras que en la literatura se señala que *A. ostenfeldii* es solitario.

En este rubro podemos señalar también a *Protoperidinium minusculum* (Fig. 57), otro dinoflagelado tecado relacionado con *P. bipes* y entre los cuales hay incongruencias nomenclaturales: puesto que Balech (1988) no lo valida, mencionando que es sinónimo de *P. bipes;* y por el contrario Taylor (1976) reconoce a *P. minusculum* señalando a *P. bipes* como su sinónimo. Revisando la morfología de ambos taxa, se evidenció la posibilidad de que *P. minusculum* y *P. bipes* fueran especies distintas, puesto que *P. minusculum* es más pequeña, la forma de su teca es distinta a la de *P. bipes* (más alargada y con el cuerno apical más prolongado) y el cíngulo más ancho, todo lo cual concordó con los ejemplares de Acapulco. Para confirmar tal hipótesis, necesariamente habrá que hacer un estudio detallado de las placas de la teca, porque la Sección *Minuscula*, a la cual pertenece esta especie, presenta solo 6 placas precingulares, en lugar de 7 como ocurre en la mayoría de los *Protoperidinium* (Taylor, 1976).

Figs. 4-41. Taxa identificados solo al nivel de género, ejemplares vistos bajo el microscopio óptico, excepto Fig. 35. con microscopio de fluorescencia. Fig. 4. *Achnanthes* sp., vista valvar. Fig. 5. *Chaetoceros* sp. 1, vista conectiva. Fig. 6. *Chaetoceros* sp. 2, vista conectiva. Fig. 7. *Chaetoceros* sp. 3, masa formada por cadenas. Fig. 8. *Diploneis* sp., vista valvar. Fig. 9. *Hantzschia* sp., vista valvar. Fig. 10. *Haslea* sp., vista valvar. Fig. 11. *Skeletonema* sp. 2, vista conectiva. Fig. 12. *Lyrella* sp., vista valvar. Fig. 13. *Navicula* sp. 1, vista valvar. Fig. 14. *Petroneis* sp., vista valvar. Fig. 15. *Pinnularia* sp., vista valvar. Fig. 16. *Pleurosigma* sp.1, vista valvar. Fig. 17. *Pleurosigma* sp. 2, vista valvar. Fig. 18. *Thalassiosira* sp. 1, vista valva. Fig. 19. *Thalassiosira* sp. 2, vista conectiva. Fig. 20. *Gonyaulax* sp., vista ventral. 21. *Heterodinium* sp., vista dorsal. Fig. 22. *Gymnodinium* sp. 1, vista lateral. Fig. 23. *Gymnodinium* sp. 2, vista ventral. Fig. 24. *Gymnodinium* sp. 3, vista ventral. Fig. 25. *Gyrodinium* sp., vista lateral. Fig. 26. *Trichodesmium* sp., filamento. Figs. 27, 34. *Scrippsiella* sp. 1, vista ventral. Fig. 28. *Oxytoxum* sp. 1. Fig. 29. *Oxytoxum* sp. 2. Fig. 30. *Phalacroma* sp., vista lateral derecha. Figs. 31-33. *Phaeocystis* spp.: Fig. 31. Célula flagelada con haptonema (¿zooide?), Figs. 32-33. Estadio colonial, Fig. 32. Células embebidas en cenobio, Fig. 33. Conjunto de células formando tétradas dentro de cenobio. Figs. 35-36. *Scrippsiella* sp. 2, vista ventral. Fig. 37. Choanoflagelado. Fig. 38. Cryptophyceae: cf. *Hillea* sp. Figs. 39-41. Feosomas: Figs. 39-40. *Synechocystis* sp. en velos cingulaes de *Ornithocercus*; Fig. 41. *Synechococcus* sp. sobre el cuerpo de *Histioneis* y el velo sulcal de *Ornithocercus*. Escalas: Figs. 5, 18, 24, 31 = 5 µm; Figs. 4, 6, 8-9, 12-15, 20, 22, 27-30, 34-38, 40-41 = 10 µm; Figs. 7, 11, 17, 21, 23, 26, 33, 39 = 20 µm; Figs. 10, 16, 19, 25, 32 = 50 µm.

Otro dinoflagelado desnudo con problemática taxonómica fue *Erythropsidinium* cf. *agile* (Figs. 47-48). En la actualidad se ha reconocido que *E. agile* tiene una morfología muy variable. Originalmente Kofoid y Swezy (1921) reconocieron seis especies distintas con cierta semejanza a *E. agile*, considerando la forma del cuerpo, la presencia o no de estilete en la punta del pistón, la conformación del oceloide, el color del citoplasma y del cuerpo pigmentario, la forma del núcleo y otros organelos internos. Posteriormente, Elbrächter (1979) observó que todos esos morfotipos eran variaciones de un mismo taxon, de acuerdo con el desarrollo del ciclo de vida y fueron considerados sinónimos. Los organismos encontrados en Acapulco se asemejaron más a la forma "*E. pavillardi*", descrita por Kofoid y Swezy (1921) y llamó la atención que, considerando todos los sinónimos para obtener el intervalo de medida de la especie (con datos de Kofoid & Swezy, 1921; Gómez, 2008 y Gárate-Lizárraga et al., 2010), los ejemplares de Acapulco, tuvieran aún menores dimensiones, tanto en la talla total (88-213 µm, x = 142 µm vs. 120-590 µm), como en la talla del cuerpo celular (31-90 µm, x = 61.8 µm vs. 55-140 µm), del pistón (37-135, x = 78.3 µm vs. 55-450 µm), e incluso del diámetro de los lentes del oceloide (10-23 µm, x =14.7 µm vs. 17-32 µm). Además en los ejemplares de Acapulco, el pistón nunca llegó a tener una extensión siquiera del doble del cuerpo celular, mientras que Kofoid y Swezy (1921) señalaron que en los *Erythropsidinium*, generalmente este era cuatro veces más largo que el cuerpo; y Gómez (2008) observó un ejemplar de *E. agile* con una longitud del pistón veinte veces más largo que el cuerpo. Además, en los ejemplares de Acapulco el oceloide tuvo una posición más basal de lo que es mencionado para *E. agile* (Fig. 48). Descartamos el hecho de que las diferencias encontradas pudieran explicarse por efectos de la alteración de la morfología, debido a la fijación con lugol, porque las fotografías de ejemplares de *E. agile*, también fijados en lugol, presentadas por Gómez (2008), son bastante diferentes de los de Acapulco.

Dentro de la División Primnesiophyta, en Acapulco se observaron organismos identificados como miembros de género *Phaeocystis* (Figs. 30-32), cuya especie no pudo ser determinada, constituyendo dos morfotipos, como ocurre en la mayoría de los representantes del género: a) cenobios mucilaginosos (Fig. 32-33), con células inmóviles embebidas, distribuidas de manera dispersa y más o menos ordenada, entre las cuales se observaban conjuntos de células formando tétradas (Fig. 33), y b) formas unicelulares móviles (Fig. 31), subesféricas (3-5x3-4 µm), biflageladas con el haptonema más corto (2.2-2.5 µm) que los flagelos (6 µm). Tanto las células embebidas en las colonias (Fig. 32), como las solitarias móviles (zooides; Fig. 31), tuvieron forma de corazón o arriñonada, con el antápice redondeado y la porción apical muy escavada, así como similares dimensiones (3-5 µm x 3-4 µm), coincidentes con

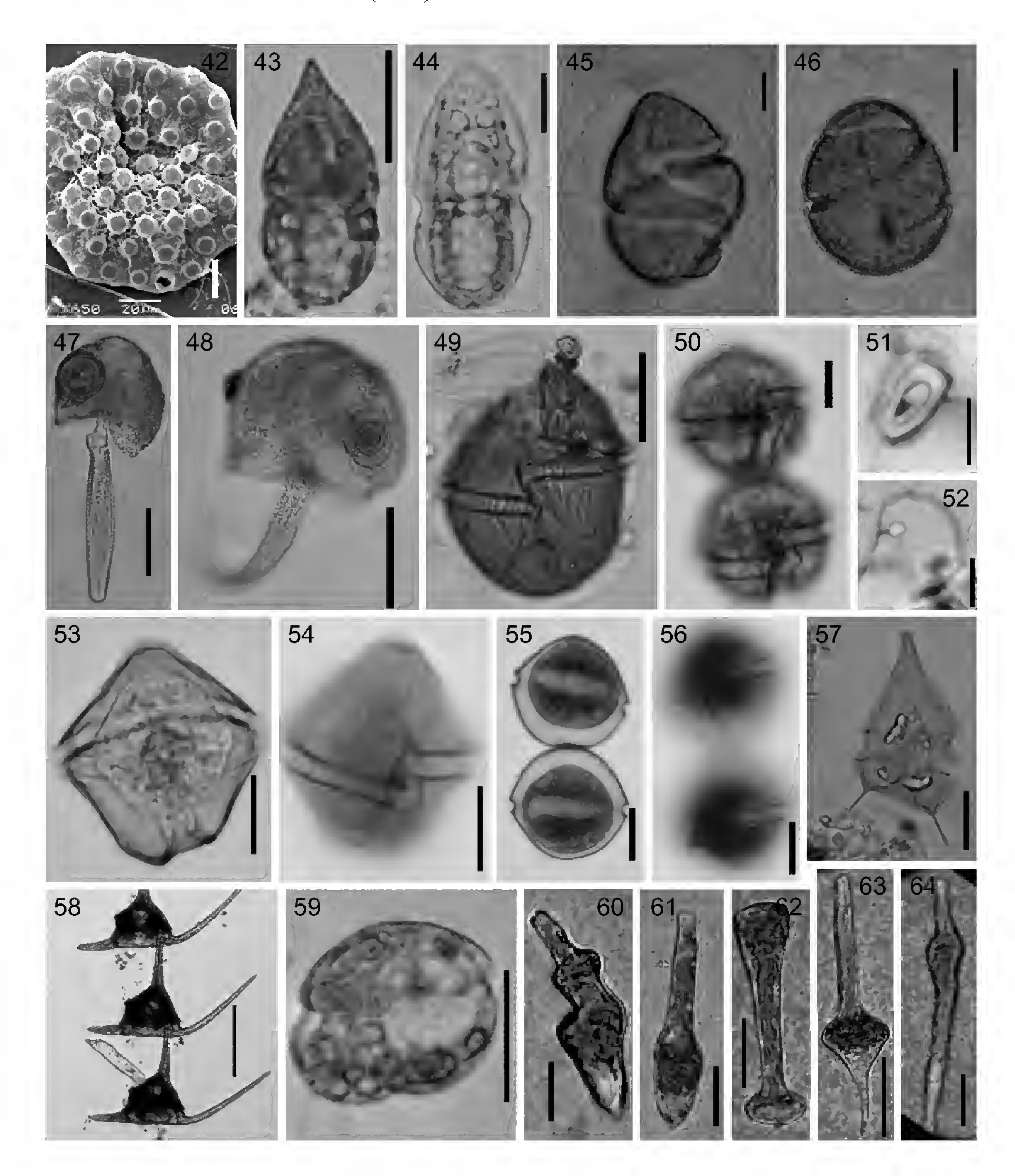
P. cordata. Sin embargo, la identificación quedó pendiente porque Zingone et al. (1999) señalan que *P. cordata* no forma el estado colonial. Aunque los organismos de Acapulco también mostraron semejanzas con *P. pouchetti* (Hariot) Legerheim, esa opción igualmente se descartó, porque esta última es considerada una especie de aguas frías, con un intervalo de adaptación de 2 a 14 ºC y un óptimo en 8 ºC (Moestrup & Thompsen, 2004), en tanto que en Acapulco se le colectó en agua muy cálida (26-28 ºC). Para conocer la naturaleza de estas Primenesiophyta, habrá que hacer estudios más específicos de su morfología e incluso intentar cultivarlas, para por una parte, conocer si se trata de dos estadios de la misma especie y también para tener suficiente material para su estudio con microscopía electrónica, toda vez que las delicadas escamas orgánicas que cubren su pared, constituyen caracteres taxonómicos más confiables (Zingone et al., 1999).

Taxa interesantes registrados en la bahía de Acapulco

Entre los taxa de dinoflagelados encontrados en la Bahía de Acapulco, un hallazgo interesante fue el de *Neoceratium dens* (Fig. 58), exclusivamente a partir de mayo de 2010, con abundancias de 120-200 Céls. L^{-1} a 5 m de profundidad. Hasta hace algunos años esta especie se conocía solamente de la región del Indopacífico y fue encontrada recientemente (2009) en el Golfo de California, México (Gárate-Lizárraga, 2009), lo que podría evidenciar su translocación por agua de lastre de buques cargueros o bien su acarreo por corrientes que han cambiado sus patrones de movimiento debido al cambio climático global (Gárate-Lizárraga, 2009). Su hallazgo en Acapulco indica su alta capacidad de dispersión, facilitada posiblemente por su acarreo hacia el sur, a través de la Corriente de California y con ello la probabilidad de que ya esté distribuida en todo el Pacífico Mexicano.

Otro aspecto remarcable en los resultados taxonómicos de la ficoflora de Acapulco, fue la presencia de varias especies de dinoflagelados desnudos del género *Karenia*, incluyendo la posibilidad de tener a *K. brevis* (Fig. 59) en el PM, a pesar de que se le ha señalado como endémica de la región del Golfo de México; sobre todo considerando que existen registros de la especie en el Pacífico Occidental (Japón y Nueva Zelanda; Taylor et al., 2004).

Entre las Euglenophyta, llamó la atención el hallazgo de una especie perteneciente al grupo Serpentes, dentro del género *Euglena* (Huber-Pestalozzi, 1955), de color verde, con movimiento euglenoideo intenso, con un solo flagelo que se pierde con facilidad, semejante a *E. pascheri* (Figs. 60-64), aunque de mayores dimensiones que lo reportado por Huber-Pestalozzi (1955) y por Wolowski y Hindák (2005): 34.5-58 µm x 3.8-9.0 µm vs. 17-70 µm x 6.0-32 µm. En la literatura se menciona que



Figs. 42-64. Taxa interesantes taxonómicamente, ejemplares vistos bajo el microscopio óptico, excepto la figura 42, tomada con microscopio electrónico de barrido. Fig. 42. *Planktoniella muriformis,* colonia. Figs. 43-44. *Achradina pulchra*, vista dorsal. Fig. 45. *Cochlodinium convolutum,* vista ventral. Fig. 46. *C. fulvecens*, vista lateral. Figs. 47-48. *Erythropsidinium* cf. *agile*, vista ventral y vista lateral derecha. Fig. 49. *Gonyaulax sphaeroidea*, vista ventral. Fig. 50-52. *Alexandrium* cf. *tamarense*: Fig. 50. Cadena de dos células en vista ventral, Fig. 51. Complejo poro apical, Fig. 52. Placa sulcal inferior con poro antapical. Figs. 53-54. *A. fraterculus*: Fig. 53. Vista dorsal, Fig. 54. Vista ventral con placa 1'. Fig. 55-56. *A.* cf. *ostenfeldii*: Fig. 55. Vista dorsal, Fig. 56. Vista ventral. Fig. 57. *Protoperidinium minusculum,* vista ventral. Fig. 58. *Neoceratium dens,* vista dorsal. Fig. 59. *Karenia* cf. *brevis,* vista ventral. Figs. 60-64. *Euglena pascheri,* secuencia de movimiento metabólico. Escalas: Fig. 45, 51-52 = 5 µm; Figs. 43-44, 46, 50, 53-54, 57 = 10 µm; Figs. 42, 49, 55-56, 59-64 = 20 µm; Figs. 47-48 = 50 µm; Figs. 58 = 100 µm. falta escala para 51, 52, 54, 56, 57.

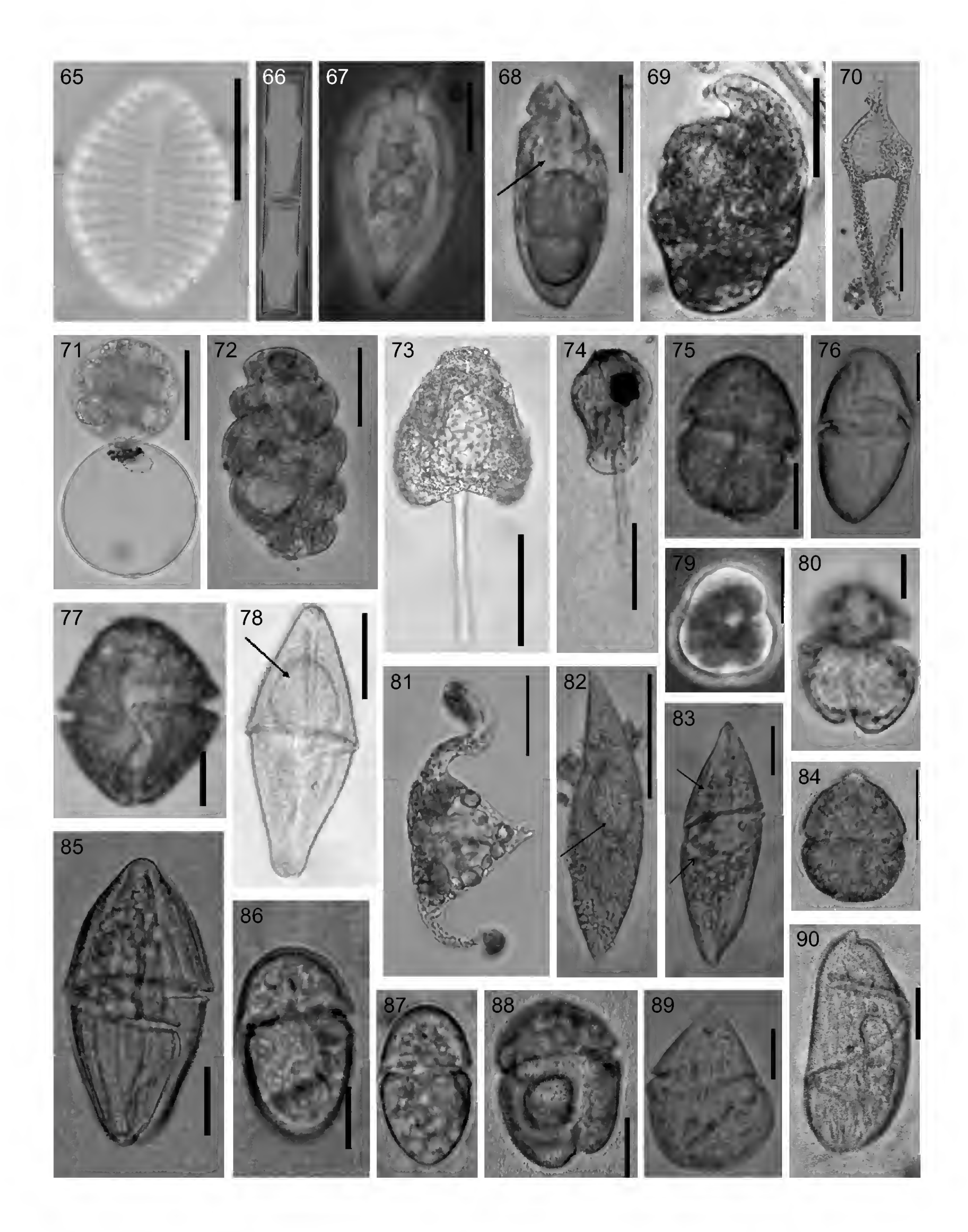
E. pascheri es indicadora de la presencia de aguas negras en los cuerpos de agua, incluso dado que es tolerante a condiciones anóxicas, puede vivir bajo condiciones microaerofílicas, causadas por la descomposición de la materia orgánica (Ligeza & Wilk-Wozniak, 2011). Este taxon estuvo presente en la bahía a lo largo de todo el año, sin embargo sus abundancias indicaron su asociación con la localidad de "La Naval", sitio que tiene el mayor tiempo de resilencia en la bahía, debido a que sufre un menor intercambio de agua con las corrientes que llegan desde mar abierto, por lo que posiblemente llegue a acumular una concentración de materia orgánica mayor.

Nuevos registros

De las 641 taxa registrados en la Bahía de Acapulco, 38 son nuevos registros para el Pacífico Mexicano (Cuadro 3): 36 dinoflagelados (94.7%) y 2 diatomeas: *Delphineis minutissima* (Fig. 65) y *Pseudoguinardia recta* (Fig. 66). Entre los 38, 18 no se habían reconocido en aguas mexicanas (Cuadro 3). De los nuevos registros de dinoflagelados, solo cinco son tecados: cuatro Gonyaulacales, uno perteneciente a la familia Heterodiniaceae: *Heterodinium blackmanii* (Fig. 91), y tres a Ceratiaceae: *Neoceratium biceps* (Fig. 96), *Neoceratium* (*Ceratium) carriense* var. *volans* (Fig. 104) y *Neoceratium* (*Ceratium) vultur* f. *japonicum* (Fig. 100), y un representante de Pyrocystaceae*: Pyrocystis gerbaultii* (Fig. 99). Los 32 restantes son dinoflagelados desnudos o atecados, colectados principalmente con botella u observados en muestras vivas, pertenecientes a las familias Gymnodiniaceae: *Amphindinium* (Figs. 67-69), *Cochlodinium* (Fig. 72), *Gymnodinium* (Figs. 75-80, 85-88), *Gyrodinium* (Figs. 82-89), *Karenia* (Figs. 92-93), *Takayama* cf. *cladochroma* (Fig. 98) y *Torodinium teredo* (Fig. 95), Polykrikaceae: *Polykrikos gerbaultii* (Fig. 97), Warnowiaceae: *Ceratoperidinium yeye* (Fig. 70), *Greuetodinium cylindricum* (Figs. 73-74), *Nematodinium torpedo* (Fig. 94), *Warnowia* (Figs. 102-103); un taxon incertae sedis (*Gynogonadinium aequatoriale*, (Fig. 81); así como un representante del orden Noctilucales, familia Leptodiscaceae (*Scaphodinium miriabile),* y el parásito *Chytriodinium affine*, del orden Blastodiniales (Fig. 71).

Caracterización biológica de la comunidad fitoplanctónica

Con respecto a la caracterización de la comunidad fitoplanctónica, en cuanto al nivel de organización de los taxa registrados, se encontró que la mayoría (325 taxa, 51%) son unicelulares flagelados (móviles) y 176 (27%) unicelulares no flagelados. Otro nivel de organización importante en la bahía son las cadenas o filamentos (136 taxa, 21%); por el contrario solo cinco de las especies registradas son cenobiales o colonias, con las células embebidas en una matriz mucilaginosa (Fig.



Pie de figura en página opuesta.

105a), las diatomeas: *Chaetoceros* sp. 1 (Fig. 7) y *Planktoniella muriformis* (Fig. 42) y la primensiofita *Phaeocystis* spp. (Figs. 31-33) y dos colonias-consorcios de *Pedistraum* spp. La mayor parte de los taxa encontrados en la bahía tienen una nutrición autótrofa (423 taxa, 66%), seguidos por los heterótrofos (115 taxa, 18%) y los mixótrofos (104 taxa, 16%) Fig. 105b. Con respecto al hábito, los de la mayoría (556 taxa, 87%) son planctónicos, con 11% (73 taxa) de organismos ticoplanctónicos y un número bajo (13 taxa, 2%) de algas diafóricas (Rojas-Herrera et al., 2012), los cuales han sido reportados como planctónicos y/o bentónicos (Fig. 105c).

En cuanto a su distribución mundial, 48% de los taxa están reportados como cosmopolitas, 201 (31%) son de afinidad tropical, 85 (13%) de afinidad templada-fría y 14 taxa (2%) con una distribución subtropical (Fig. 105d). Los organismos conocidos como cosmopolitas, en su mayoría fueron dinoflagelados (193 taxa, 30%), mientras que las diatomeas de tan amplia distribución (112 taxa) representaron solo el 17% del total, el 1% restante corresponde a otros grupos algales. La mayoría de los 48 taxa reportados con distribución tropical-subtropical fueron diatomeas (54%), en tanto los dinoflagelados representaron 46%.

Por último, en relación a la caracterización de la comunidad microalgal de la Bahía de Acapulco, se registró que la mayoría de los taxa identificados en la bahía (376, 59%), tienen una afinidad nerítica-oceánica. Los datos particulares por grupo mostraron que 41% de las diatomeas registradas en Acapulco y 42% de los dinoflagelados son neríticos (Figs. 105f-g) y que del total, solo 146 taxa (23%) son

---

Figs. 65-90. Nuevos registros para el Pacífico Mexicano, ejemplares vistos bajo el microscopio óptico, excepto la figura 65, tomada con microscopio electrónico de barrido. Fig. 65. *Delphineis minutissima,* vista valvar. Fig. 66. *Pseudoguinardia recta*, dos células en vista conectiva. Fig. 67. *Amphidinium acutissimum.* Fig. 68. *A. extensum* (flecha señala el núcleo, MO). Fig. 69. *A. gibbosum.* Fig. 70. *Ceratoperidinium yeye.* Fig. 71. *Chytriodinium affine,* trofonte adherido a un huevo de copépodo. Fig. 72. *Warnowia juno*, vista ventral. Figs. 73-74. *Greuetodinium cylindricum*: Fig. 73. Vista ventral, Fig. 74. Vista lateral derecha. Fig. 75. *Gymnodinium aestuariale*, vista ventral. Fig. 76. *G. allophron*, vista ventral. Fig. 77. *G. aureolum*, vista ventral. Fig. 78. *G. aureum*, vista ventral, la flecha señala el núcleo. Fig. 79. *G.* cf. *grammaticum.* Fig. 80. *G. parvulum*, vista ventral. 81. *Gynogonadinium aequatoriale,* vista lateral. Fig. 82. *Gyrodinium acutum,* vista dorsal (flecha señala el núcleo, MO). Fig. 83. *G. britannicum,* vista dorsal. Fig. 84. *G. foliaceum,* vista dorsal. Fig. 85. *Gymnodinium translucens,* vista lateral. Figs. 86-87. *G. ravenescens,* vista ventral y vista lateral respectivamente. Fig. 88. *G. sphaericum,* vista ventral. Fig. 89. *Gyrodinium pepo,* vista dorsal. Fig. 90. *G.* cf. *ochraceum,* vista ventral. Escalas: Figs. 65, 75, 80 = 5 µm; Figs. 67-69, 76-79, 81, 86-88 = 10 µm; Figs. 66, 70, 72, 81, 83-85, 89-90 = 20 µm; Figs. 71, 73-74, 82 = 50 µm.

Cuadro 3. Nuevos registros para México y el Pacífico Méxicano (PM).

Bacillariophyta			
Delphineis minutissima (Hustedt) Simonsen	PM		Fig. 65
Pseudoguinardia recta von Stosch	PM	México	Fig. 66
Dinophyta			
Amphidinium acutissimum Schiller	PM		Fig. 67
A. extensum Wulff	PM	México	Fig. 68
A. gibbosum (Maranda et Shimizu) Jørgensen et Murray	PM	México	Fig. 69
Ceratoperidinium yeye Margalef	PM	México	Fig. 70
Chytriodinium affine (Dogiel) Chatton	PM	México	Fig. 71
Cochlodinium cf. *archimedes* (Pouchet) Lemmermann	PM		Fig. 72
Greuetodinium cylindricum (Greuet) Loeblich III	PM		Figs. 73-74
Gymnodinium aestuariale Hulburt	PM	México	Fig. 75
G. allophron Larsen	PM	México	Fig. 76
G. aureolum (Hulburt) G. Hansen	PM		Fig. 77
G. aureum Kofoid et Swezy	PM	México	Fig. 78
G. cf. *grammaticum* (Pouchet) Kofoid et Swezy	PM	México	Fig. 79
G. parvulum Schütt	PM	México	Fig. 80
G. ravenescens Kofoid et Swezy	PM		Figs. 86-87
G. sphaericum Calkins	PM	México	Fig. 88
G. translucens Kofoid et Swezy	PM	México	Fig. 85
Gynogonadinium aequatoriale Gómez	PM	México	Fig. 81
Gyrodinium acutum (Schütt) Kofoid et Swezy	PM		Fig. 82
G. britannicum Kofoid et Swezy	PM	México	Fig. 83
G. foliaceum Kofoid et Swezy	PM	México	Fig. 84
G. cf. *ochraceum* Kofoid et Swezy	PM		Fig. 90
G. pepo (Schütt) Kofoid et Swezy	PM		Fig. 89
Heterodinium blackmanii (Murray et Witting) Kofoid	PM		Fig. 91
Karenia asteriochroma De Salas, Bolch et Hallegraeff	PM	México	Fig. 92
K. brevisulcata (Chang) Hansen et Moestrup	PM		Fig. 93
Nematodinium torpedo Kofoid et Swezy	PM		Fig. 94
Neoceratium biceps (Claparède et Lachmann) Gómez, Moreira et López-García	PM		Fig. 96
Neoceratium (*Ceratium*) *carriense* var. *volans* (Cleve) Jörgensen	PM		Fig. 104
N. (*C.*) *vultur* f. *japonicum* (Schröder) Wood	PM		Fig. 100

Cuadro 3. Continuación.

Polykrikos kofoidii Chatton	PM		Fig. 97
Pyrocystis gerbaultii Pavillad	PM	México	Fig. 99
Scaphodinium miriabile Margalef	PM	México	Fig. 101
Takayama cf. *cladochroma* (Larsen) de Salas, Bolch et Hallegraeff	PM	México	Fig. 98
Torodinium teredo (Pouchet) Kofoid et Swezy	PM		Fig. 95
Warnowia juno (Schütt) Schiller	PM		Fig. 102
W. maxima (Kofoid et Swezy) Lindemann	PM		Fig. 103

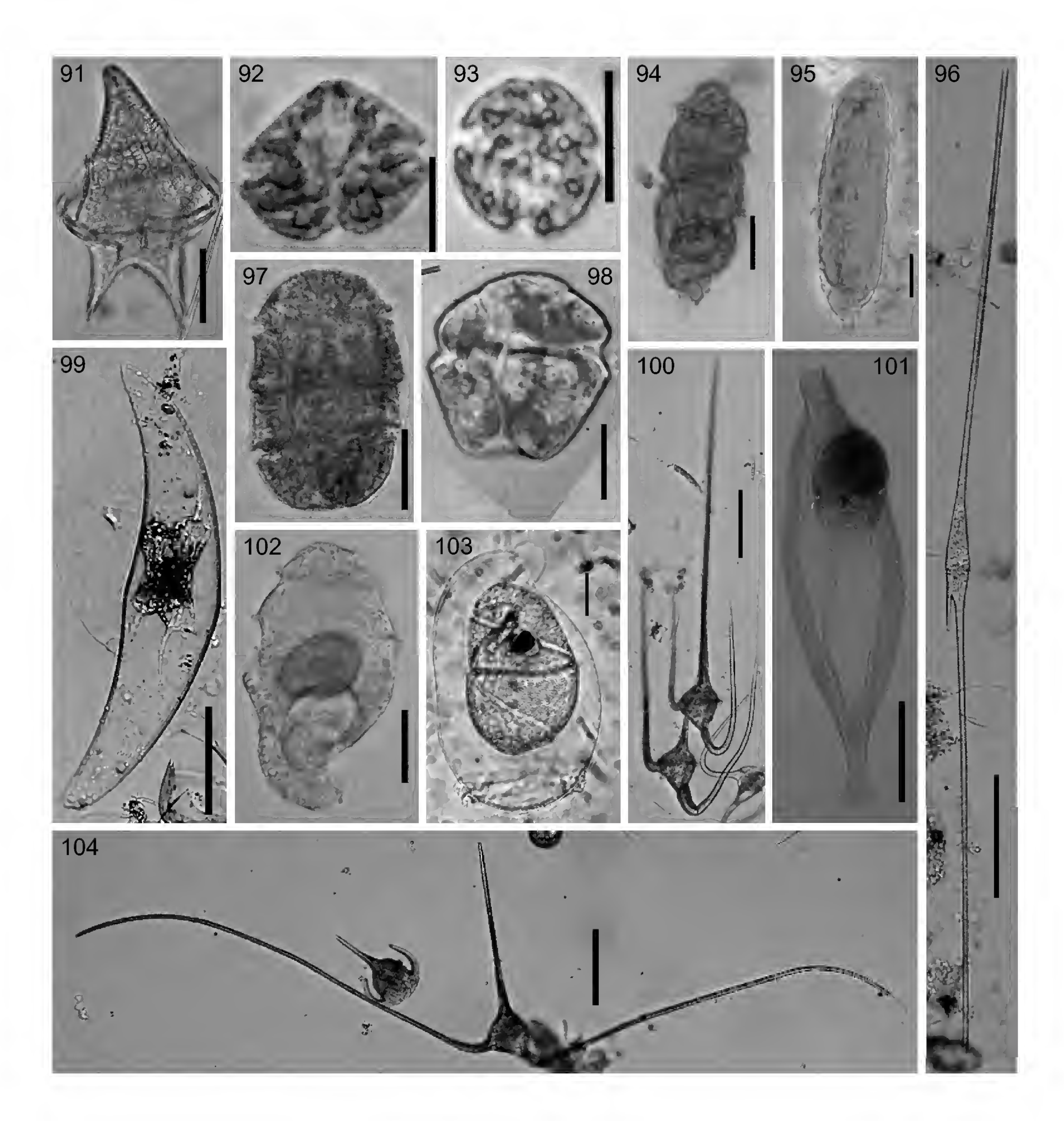
considerados como netamente oceánicos (Fig. 105e), por lo que para ambos grupos los organismos oceánicos representaron menos de 25% del total, entre los cuales se pueden citar los siguientes: *Chaetoceros aequatorialis*, *C. messanensis*, *Climacodium frauenfeldianum*, *Gossleriella tropica*, *Haslea gigantea*, *H. wawrikae*, *Helicotheca tamesis*, *Rhizosolenia castracanei*, *Stellarima stellaris*, *Thalassiosira hendeyi*, *Asterodinium gracile*, *Corythodinium diploconus*, *C. elegans*, *Erythropsidinium* cf. *agile*, *Gynogonadinium aequatoriale*, *Histioneis hyalina*, *Kofoidinium splendens*, *K. velelloides*, *Scaphodinium miriabile* y *Spatulodinium pseudonoctiluca*.

Por otra parte, la ficoflora encontrada en Acapulco es netamente marina (98.6%), con un porcentaje bajo de taxa dulceacuícolas (2, 0.3%) y siete (1.1%) salobres: *Aulacoseira granulata*, *Cocconeis scutellum*, *Entomoneis alata*, *E. gigantea*, *Nitzschia gandersheimiensis*, *N. sigma* y *Thalassionema nitzschioides* var. *claviformis* (Fig. 105h).

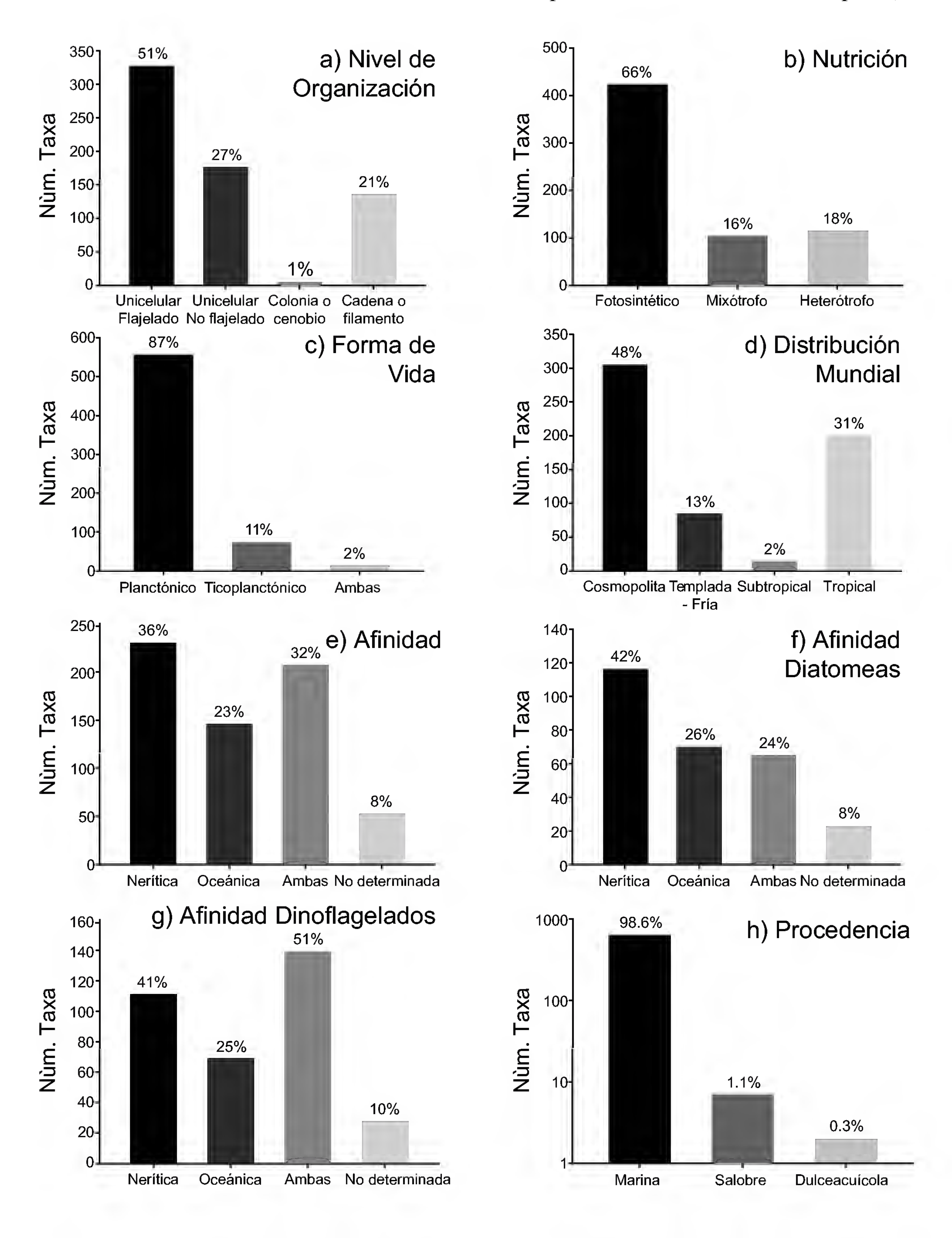
De los 38 nuevos registros para el Pacífico mexicano encontrados en la bahía de Acapulco, 37 correspondieron a especies netamente planctónicas y el restante es ticoplanctónico (*Delphineis minutissima*, Fig. 65); 14 son de afinidad nerítica, ocho oceánicos y del resto no se sabe con certeza; 15 (todos dinoflagelados) tienen una distribución conocida de aguas frías a templadas, seis son netamente tropicales (5 dinoflagelados y 1 diatomea), una: *Gymnodinium aureolum* (Fig. 77), es cosmopolita, exceptuando los polos, y otra: *Takayama* cf. *cladochroma* (Fig. 98), es subtropical (Apéndice 1).

Relaciones biológicas

A través del estudio florístico, también se registraron relaciones de simbiosis entre cianofitas coccoides o feosomas: *Synechococcus* sp. (Figs. 39 y 41) y *Synecho-*



Figs. 91-104. Nuevos registros para el Pacífico Mexicano, ejemplares vistos bajo el microscopio óptico. Fig. 91. *Heterodinium blackmani,* vista ventral. Fig. 92. *Karenia asteriochroma,* vista ventral. Fig. 93. *K. brevisulcata*, vista dorsal. Fig. 94. *Nematodinium torpedo.* Fig. 95. *Torodinium teredo.* Fig. 96. *Neoceratium biceps,* vista ventral. Fig. 97. *Polykrikos kofoidii,* vista dorsal. Fig. 98. *Takayama* cf. *cladochroma,* vista ventral. Fig. 99. *Pyrocystis gerbaulti.* Fig. 100. *N. vultur* f. *japonicum,* vista dorsal. Fig. 101. *Scaphodinium miriabile.* Fig. 102. *Warnowia juno*, vista ventral. Fig. 103. *W. maxima,* envoltura mucilaginosa. Fig. 104. C. *carriense* var. v*olans,* vista ventral. Escalas: Fig. 98 = 10 µm; Figs. 92-95, 97, 102 = 20 µm; Figs. 91, 101, 103 = 50 µm; Figs. 96, 99-100, 104 = 100 µm.



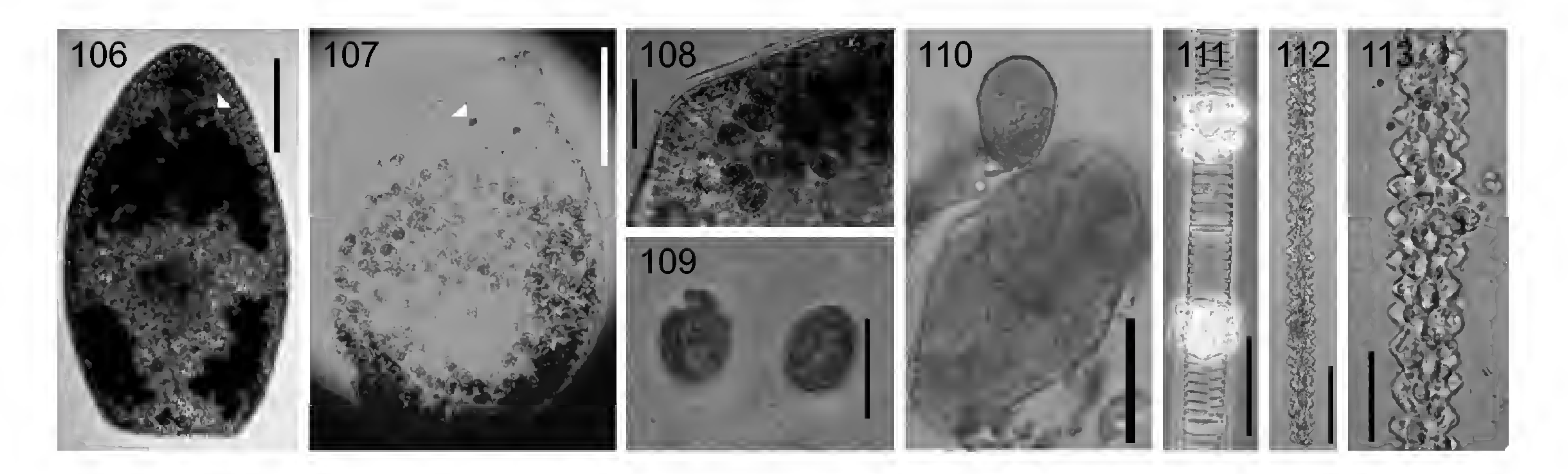
Figs. 105a-h. Figs. 105 a-e, h. Porcentaje de las características del total de taxa encontrados en la Bahía de Acapulco. a) Nivel de organización; b) Tipo de Nutrición; c) Forma de vida; d) Distribución mundial, para el cómputo de los taxa cosmopolitas se consideraron todos los reportados en la literatura con esa categoría, o bien los registrados en una amplitud latitudinal: tropical-templada y tropical-fría; e) Afinidad (nerítica u oceánica) de todos los taxa; f) Porcentaje de la afinidad (nerítica u oceánica) de los taxa del grupo de diatomeas (Bacillariophyta); g) Porcentaje de la afinidad (nerítica u oceánica) de los taxa del grupo de dinoflagelados (Dinophyta); h) Procedencia (marina, salobre o dulceacuícola).

cytis sp. (Fig. 39-41), con especies de dinoflagelados Dinophysiales (*Ornithocercus* spp. (Figs. 39-40) e *Histioneis* sp. (Fig. 41) y diatomeas, tales como *Planktoniella sol* y *Helicotheca tamesis;* al igual que la presencia de *Richelia intracellularis* dentro de *Rhizosolenia* spp. También se observó al ciliado *Myrionecta rubra* Jankowski, en densidades de hasta 57 x 10^3 Céls. L^{-1} (enero/2011) en la localidad denominada "La Marina", conteniendo endosimbiontes fotosintéticos (criptofitas).

Otra asociación interesante fue el hallazgo de un gusano platelminto, acelomado, de la Clase Turbellaria, del grupo de los Convolútidos, conteniendo en su interior gran cantidad de endosimbiontes autótrofos de color marrón (Figs. 106-108), con morfología semejante a dinoflagelados desnudos del género *Amphidinium* (Fig. 109), hecho que será importante verificar en un futuro con estudios de microscopía electrónica de transmisión. La asociación de Convolútidos con dinoflagelados guían al género *Amphicolops* (Taylor, 1971; Mendes-Lopes & Silveira, 1994), que actualmente ha sido reubicado en *Heterochaerus*, por presentar una estructura sexual masculina peculiar, llamada bolsa seminal celular (Achatz et al., 2009). Este platelminto "autótrofo", de 305-421 μm de longitud, se encontró en la columna de agua, con abundancias relativas de hasta 38%, principalmente en la localidad denominada "La Naval", durante gran parte del bienio 2009-2010, donde también fue común hallar representantes de Euglenophyta. En la literatura se señala que cuando los Convolutidos son jóvenes se alimentan de materia orgánica, como lo hacen otras planarias de vida libre, y que justo en estos estadios juveniles es cuando consumen las algas sin digerirlas, hasta obtener una cantidad suficiente para su mantenimiento posterior, ya que en los estadios adultos pierden su intestino y dependen completamente de las microalgas para su nutrición, convirtiéndose en una simbiosis mutualista.

También se pudieron reconocer relaciones de parasitismo sobre todo en la época de secas, tales como: *Chytriodinium affine* en huevos de copépodos (Fig. 71) y *Oodinium* sp. sobre salpas de *Oikopleura* sp. (Fig. 110); y otros dinoflagelados endoparásitos de copépodos y tintínidos. Adicionalmente se observaron pequeñas diatomeas pennadas sobre las quetas de *Chaetoceros* spp. Todo lo anterior refleja la existencia de una comunidad fitoplanctónica compleja en la Bahía de Acapulco.

Otra relación simbiótica que llamó la atención y que puede ayudar a entender el estado trófico de la bahía de Acapulco a lo largo del año, fue la del consorcio *Leptocilindrus mediterraneus* (¿diatomea?)–*Solenicola setigera* (protozoario; Figs. 111-113). Dado que a la fecha no se han podido observar frústulas de la diatomea con cloroplastos (Hasle, 1975; Taylor, 1982; Gómez, 2007), e incluso existe la duda de si ellas presentan o no citoplasma, porque los únicos organelos observados en su interior han sido mitocondrias (Buck & Bentham, 1998), se menciona que la "diatomea"



Figs. 106-113. Simbiontes y parásitos. Figs. 106-109. Platelminto del grupo Convolutidae con endosimbiontes del género *Amphidinium*. Figs. 106-107. Organismos completos conteniendo numerosos endosimbiontes de color marrón, la punta de flecha indica los ocelos. Fig. 108. Detalle de la pared del platelminto. Fig. 109. *Amphidinium* sp., endosimbionte excretado por el platelminto. Fig. 110. *Oodinium* sp., sobre salpa. Figs. 111-113. Consorcio *Leptocylindrus mediterraneus–Solenicola setigera*. Fotografías tomadas al microscopio óptico. Escalas: Fig. 109 = 10 μm; Figs. 108, 110, 113 = 20 μm; Figs. 111-112 = 50 μm; Figs. 106-107 = 100 μm.

no existe como tal, sino que la "frústula" es parte de una estructura del protozoario que sirve como soporte para el crecimiento masivo del mismo (Gómez, 2007). Se ha mencionado que este consorcio es más común en aguas ricas en nutrientes (Gómez, 2007) usando como explicación que *S. setigera* se nutre de picoplancton, del cual algunas especies son más abundantes en aguas eutróficas (Blanchot & Rodier, 1996). Sin embargo, durante el mes de enero de 2011, época en la que la abundancia del consorcio *Solenicola* fue mayor, y además se observó el estadio de "frústulas" cubiertas completamente de protozoarios con flagelos (Figs. 112-113), a los cuales se les habían pegado células picoplanctónicas, los nutrientes tuvieron concentraciones bajas de fosfatos y nitratos respectivamente, pero en cambio ligeramente altas para el amonio (Fig. 2c). Lo anterior parece apoyar más la idea de Buck y Bentham (1998), quienes señalan que este consorcio (*L. mediterraneus–S. setigera*), se ve beneficiado cuando a su vez se favorecen especies fijadoras de nitrógeno, tales como *Synechococcus* sp., debido a la limitación de nitratos en la columna de agua. Dicha teoría fue validada en Acapulco, al observar la presencia de feosomas de cianofitas en los velos cingulares de dinoflagelados Dinophysiales y diversas diatomeas, como fue mencionado más arriba, al igual que la presencia de *Richelia intracellularis* dentro de *Rhizosolenia* spp.

Esfuerzo de muestreo

Analizando la riqueza de algas reconocidas en la Bahía de Acapulco, colectados con los distintos métodos de muestreo (Apéndice 1), se puede observar que

del total de taxa (641) registrados, 197 fueron observados únicamente en muestras de botella (30.7%), 129 (20.1%) en las de red, y los siguientes 12 (1.9%), solo mediante la observación de muestras vivas: *Cochlodinium convolutum*, *C. fulvescens*, *Gymnodinium ravenescens*, *G. rhomboides*, *G. sphaericum*, *G. translucens*, *Gyrodinium foliaceum*, *Gyrodinium* cf. *ochraceum*, *G. pepo*, *Takayama* cf. *cladochroma*, *Warnowia violescens* y *Fibrocapsa japonica*. Los taxa restantes (304, equivalentes a 47.4%) se encontraron en muestras colectadas con dos o tres de los métodos utilizados (Fig. 114, Apéndice 1).

En la Fig. 115a se puede observar que la curva de acumulación de especies para las muestras de botella presentó un nivel asintótico adecuado (más evidente después de la permutación en la secuencia de muestras), el cual alcanzó el valor de riqueza máxima estimada (S_{max} = 618). Para las de red (20 y 54 µm de abertura de malla; Fig. 115b), tanto la riqueza observada para cada muestra, como sus correspondientes valores después de la permutación, señalaron un comportamiento asintótico similar, pero en este caso, sin alcanzar el valor de riqueza máxima estimada (S_{max}= 430). De acuerdo con el comportamiento de las curvas de acumulación de especies y los valores de S_{max} obtenidos en ambos tipos de muestreo (botella y red), se puede considerar que la riqueza fitoplanctónica que se ha documentado al presente, seguramente corresponde a una estimación satisfactoria de la diversidad potencial de la Bahía de Acapulco, sobre todo para la información obtenida de capturas de botella. La diferencia encontrada para ambos tipos de muestra (en riqueza observada y S_{max}) se puede

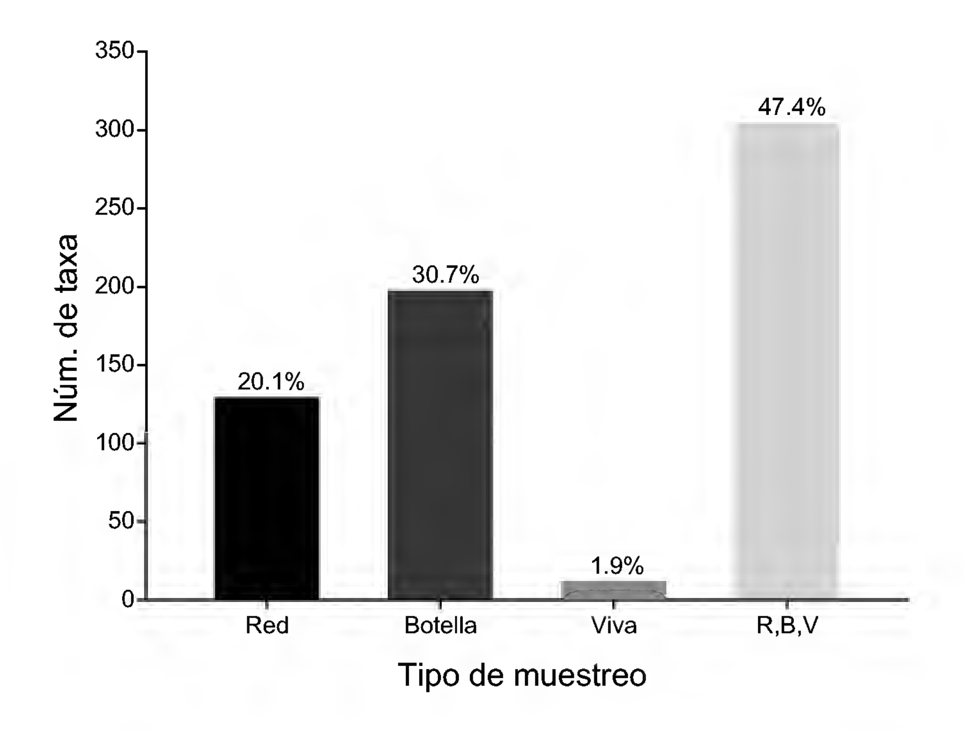
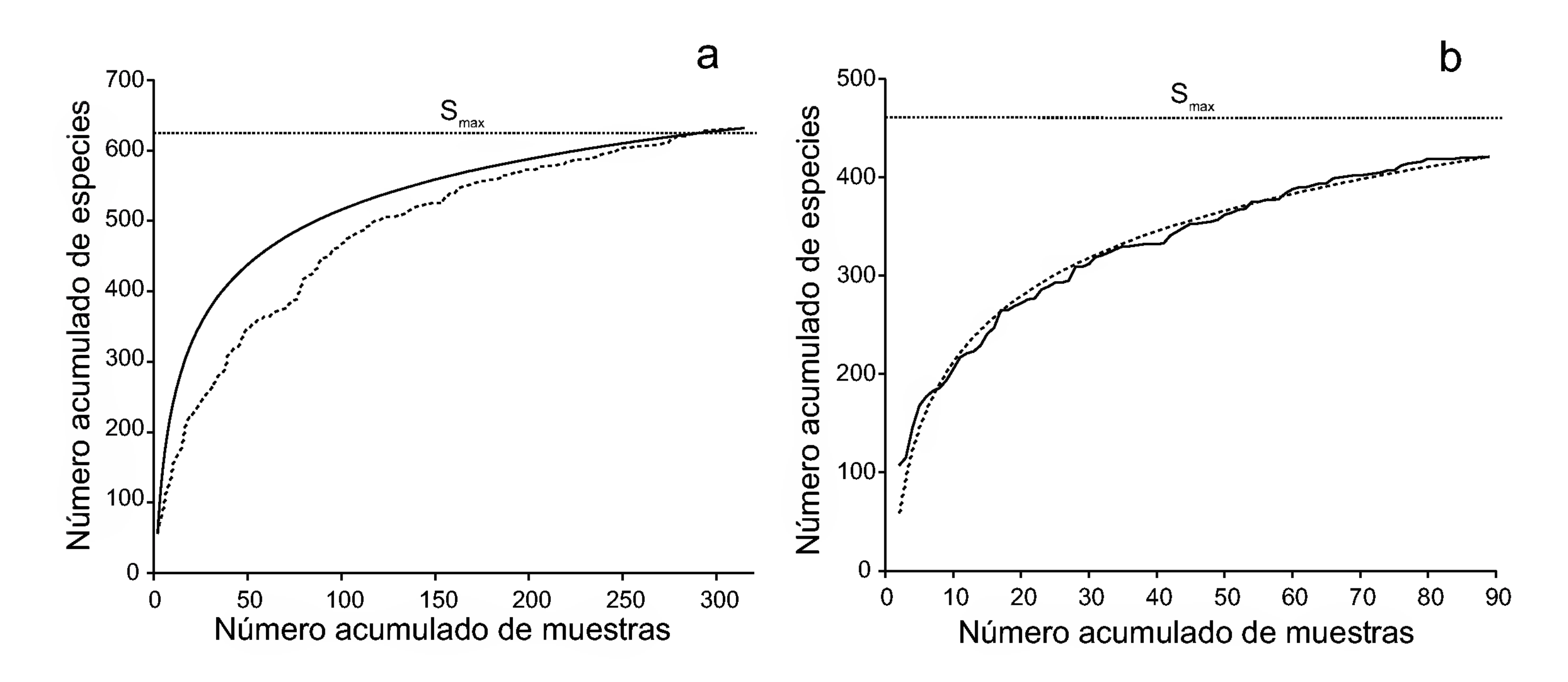


Fig. 114. Distribución de taxa encontrados por tipo de muestreo.

explicar en parte por aspectos metodológicos, debido a que con la botella se colectan varios sitios (diferentes niveles de profundidad) y por ello puede estar mejor representada la ficoflora de toda la columna de agua. Obviamente el esfuerzo de captura fue mayor en las muestras de botella. No obstante lo anterior, otra explicación que podría darle valor a los datos de riqueza específica que arrojaron las muestras de red, podría consistir en el hecho de que, mientras que las colectas de botella correspondieron a un estudio continuado a través de un ciclo anual, y por tanto sus resultados podrían representar el censo de una comunidad rica, pero más homogénea; las colectas con red, hechas de manera esporádica en un periodo largo, podrían reflejar la presencia de especies pertenecientes a distintas comunidades fitoplanctónicas, presentes en la Bahía de Acapulco en tiempos distintos, registradas en diversos momentos, a través de una década desde el año 2000, por lo cual reflejarían modificaciones en la composición no solo temporales a través de ciclos anuales o bianuales, sino también a más largo plazo y que podrían estar influenciados por cambios producidos por fenómenos globales, tales como El Niño (ENSO, El Niño South Oscillation).

Del total de las muestras analizadas, únicamente 25 taxa tuvieron valores de frecuencia mayores de 50% (Apéndice 1), y por ello pueden ser calificadas como



Figs. 115a-b. a) Curva de acumulación de especies fitoplanctónicas para las muestras de botella. Riqueza de especies observada por muestra (línea discontinua) y riqueza de especies por muestra después de 100 permutaciones (línea continua). También se señala el nivel asintótico definido por la constante Smax (línea punteada). b) Curva de acumulación de especies fitoplanctónicas para las muestras de red. Riqueza de especies observada por muestra (línea discontinua) y riqueza de especies por muestra después de 100 permutaciones (línea continua). También se señala el nivel asintótico definido por la constante Smax (línea punteada).

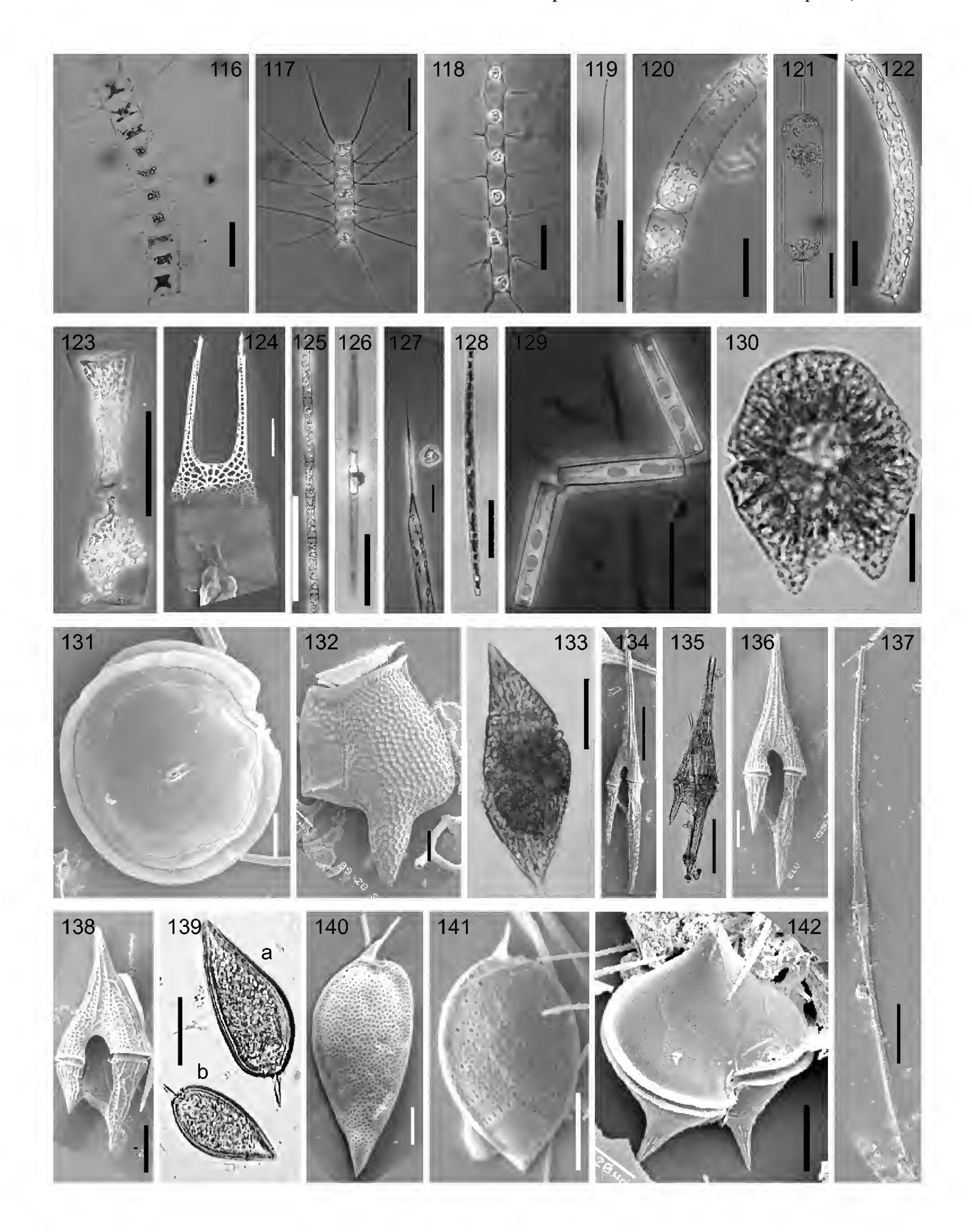
típicas de la bahía de Acapulco. Corresponden a 14 diatomeas: *Chaetoceros curvisetus* (Fig. 116), *C. decipiens* (Fig. 117), *C. laciniosus* (Fig. 118), *Cylindrotheca closterium* (Fig. 119), *Dactyliosolen fragilissimus* (Fig. 120), *Ditylum brightwellii* (Fig. 121), *Guinardia striata* (Fig. 122), *Helicotheca tamesis* (Fig. 123), *Hemiaulus hauckii* (Fig. 124), *Leptocylindrus danicus* (Fig. 125), *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* (Fig. 126), *Rhizosolenia pungens* (Fig. 127), *Thalassionema frauenfeldii* (Fig. 128) y *T. nitzschioides* (Fig. 129); y once dinoflagelados: *Akashiwo sanguinea* (Fig. 130), *Diplopsalopsis bomba* (Fig. 131), *Dinophysis caudata* (Fig. 132), *Gyrodinium acutum* (Fig. 82), *G. fusus* (Fig. 133), *Neoceratium furca* (Figs. 134-135), *Neoceratium* (*Ceratium*) *furca* var. *eugrammum* (Figs. 136 y 138), *N. fusus* (Fig. 137), *Prorocentrum gracile* (Figs. 139a y 140), *P. micans* (Figs. 139b y 141) y *Protoperidinium divergens* (Fig. 142). Entre la lista de estas especies, siete son consideradas como tóxicas o nocivas (Apéndice 1).

Abundancia de las especies

En el Apéndice 1 se presentan los máximos y mínimos de abundancia para cada uno de los 513 taxa observados en muestras de botella; con un mínimo de 10 Céls. L^{-1} y un máximo de 773,554 Céls. L^{-1} para el dinoflagelado tóxico *Pyrodinium bahamense* var. *compressum*. Se observaron valores mayores a $100x10^3$ Céls. L^{-1} en 17 taxa de Bacillariophyta de la clase Coscinodiscophyceae, y en otras tres de la clase

---

Figs. 116-142. Taxa típicos en la Bahía de Acapulco, ejemplares vistos bajo el microscopio óptico, excepto la figuras 124, 131, 132, 134, 136, 137, 138, 140, 141 y 142 tomadas con microscopio electrónico de barrido. Fig. 116. *Chaetoceros curvisetus,* cadena en vista cingular. Fig. 117. *C. decipiens*, cadena en vista conectiva. Fig. 118. *C. laciniosus,* cadena en vista conectiva. Fig. 119. *Cylindrotheca closterium*, vista valvar. Fig. 120. *Dactyliosolen phuketensis,* cadena en vista conectiva. Fig. 121. *Ditylum brightwelli*, célula en vista conectiva. Fig. 122. *Guinardia striata,* vista conectiva. Fig. 123. *Helicotheca tamesis,* vista conectiva. Fig. 124. *Hemiaulus hauckii*, vista conectiva. Fig. 125. *Leptocylindrus danicus,* vista conectiva. Fig. 126. *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima,* vista valvar. Fig. 127. *Rhizosolenia pungens*, vista conectiva. Fig. 128. *Thalassionema frauenfeldii*, vista valvar. Fig. 129. *Thalassionema nitzschioides,* vista conectiva. Fig. 130. *Akashiwo sanguinea*, vista ventral. Fig. 131. *Diplopsalopsis bomba,* vista apical. Fig. 132. *Dinophysis caudata*, vista lateral izquierda. Fig. 133. *Gyrodinium fusus,* vista dorsal. Figs. 134-135. *Neoceratium furca*, vista ventral. Figs. 136, 138. *C. furca* var. *eugrammum*, vista ventral. Fig. 137. *N. fusus*, vista ventral. Figs. 139a, 140. *Prorocentrum gracile,* vista lateral derecha. Figs. 139b, 141. *Prorocentrum micans*, vista lateral derecha. Fig. 142. *Protoperidinium divergens*, vista ventral. Escalas: Fig. 124 = 5 µm; Figs. 130-132, 138, 140-141 = 10 µm; Figs. 119-120, 122, 126-129, 133, 134-137, 139a-b, 141-142 = 20 µm; Figs. 116-118, 121, 123, 125, 137= 50 µm.



Pie de figura en página opuesta.

Bacillariophycea del género *Psudo-nitzschia* (Apéndice 1). Entre los dinoflagelados, solo cinco presentaron valores de abundancia mayores a 100x10^3 Céls. L^{-1}, correspondientes a dos especies desnudas (*Gymnodinium catenatum* y *G. attenuatum*) y tres tecadas (*Scrippsiella trochoidea*, *Scrippsiella* sp. 2 y *Pyrodinium bahamense* var. *compressum*). De los grupos algales restantes, solo *Phaeocystis* sp. y *Trychodesmium erythraeum* presentaron valores superiores a las 100 x 10^3 Céls. L^{-1}. Por otra parte, 42% de los taxa (216) registró valores inferiores a 1 x 10^3 Céls. L^{-1}, y en los correspondientes al 40% (203) restante, tuvieron valores máximos entre 1-10 x 10^3 Céls. L^{-1} (Apéndice 1). Por lo que en términos generales, la mayoría de los taxa fitoplanctónicos (82%) en la bahía de Acapulco, se encuentran distribuidos de manera proporcional con bajas concentraciones en la columna de agua (< 10 x 10^3 Céls. L^{-1}).

Abundancia relativa

A partir de 22,080 registros de abundancia relativa de los taxa, obtenidos del conteo de 88 muestras de red y 364 de botella, se mostró que la mayoría caen en la clasificación de raros (96%), seguido de los escasos (3.25%), los comunes (0.66%) y solo 0.1% de los abundantes (23 taxa); estos últimos son los que pueden ser reconocidos como FAN. Lo anterior indica que en general, no hay dominancia de especies en las muestras y por tanto en la bahía. Estos datos nos muestran que a pesar de que en la región de estudio ocurren FAN, que incluso han causado afectaciones a la salud humana y a la economía, dichos eventos son más bien raros y esporádicos.

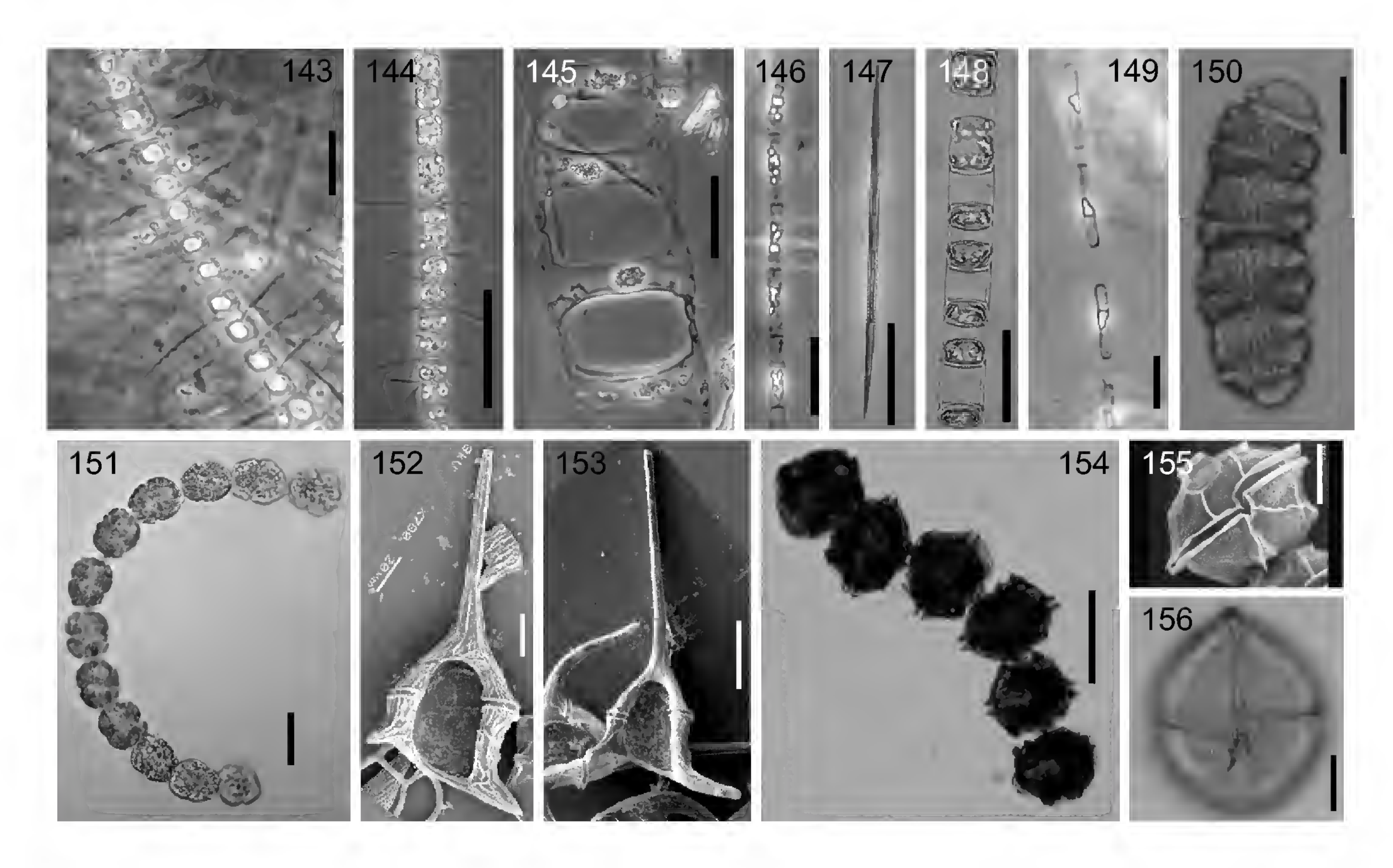
Especies formadoras de FAN en Acapulco

En el Cuadro 4 se presenta el listado de los florecimientos algales registrados en la Bahía de Acapulco a lo largo del periodo de estudio, señalando su fecha de ocurrencia y la densidad en células por litro (en el caso de muestra de botella), así como la abundancia relativa tanto en el caso de capturas de red como de botella. Con las muestras analizadas, se pudieron registrar 12 eventos FAN en el transcurso de 11 años, involucrando a 23 taxa, repartidos homogéneamente entre diatomeas y dinoflagelados, 4.0% reportados como tóxicos o nocivos. Por otra parte, de los 641 taxa registrados para la región de estudio, 54 (8.4%), principalmente dinoflagelados, están señalados en la literatura como tóxicos o nocivos, por lo cual por ahora únicamente pueden ser considerados potencialmente nocivos para la bahía de Acapulco.

Entre los florecimientos registrados desde el año 2000, los siguientes diez taxa se consideran tóxicos o nocivos: *Chaetoceros curvisetus* (Fig. 116), *Leptocylindrus minimus* (Fig. 146), *Pseudo-nitzshia* cf. *pseudodelicatissima* (Fig. 126), *Akashiwo sanguinea* (Fig. 130), *Cochlodinium polykrikoides* (Fig. 150), *Gymnodinium*

Cuadro 4. Especies que formaron florecimientos del 2000 al 2010. Se reporta la densidad en células por litro (Céls. L^{-1}) y abundancia relativa en porcentaje (A.R.), así como la localidad, profundidad y fecha en la que fueron colectadas, además del número de figura que la ilustra. En negritas se señalan las especies reportadas como tóxicas o nocivas.

Taxon	Céls. L^{-1}	A.R.	Localidad	Prof.	Fecha	Fig.
Chaetoceros curvisetus	-	82%	Centro		11/2002	116
	163600	80%	Centro	1m	07/2010	
	660725	83%	Centro	20m	09/2010	
Chaetoceros laciniosus	276449	80%	Centro	20m	01/2011	118
Chaetoceros radicans	266675	80%	Muelle	5m	09/2010	143
Chaetoceros tortissimus	364678	81%	Bocana	3m	01/2011	144
Climacodium frauenfeldianum	-	86%	Bocana		05/2000	145
	-	82%	Muelle		10/2000	
Leptocylindrus danicus	-	91%	Bocana		05/2003	125
	145492	80%	Centro	1m	07/2010	
Leptocylindrus minimus	287439	85%	Bocana	5m	03/2010	146
Pseudo-nitzschia* cf. *pseudodelicatissima	306401	82%	Muelle	3m	11/2010	126
Pseudo-nitzschia cf. *subfraudulenta*	-	82%	Muelle		11/2002	147
Skeletonema cf. *pseudocostatum*	568127	84%	Sinfonía	5m	07/2008	148
Skeletonema sp. 1	-	83%	costera		11/2002	149
	268110	80%	Sinfonía	3m	11/2010	
Thalassionema nitzschioides	66417	81%	Sinfonía	3m	07/2010	129
Akashiwo sanguinea	-	80%	Centro		05/2003	130
Cochlodinium polykrikoides	-	82%	P. Marqués		05/2007	150
Gymnodinium catenatum	-	88%	Naval		05/2003	151
Neoceratium balechii	-	80%	Centro		05/2003	152
Neoceratium (*Ceratium*) *balechii* var. *longum*	-	81%	Centro		05/2000	153
Neoceratium furca	-	85%	Muelle		05/2000	134-135
Prorocentrum gracile	-	80%	Bocana		10/2009	139a, 140
Prorocentrum micans	-	83%	Centro		10/2009	139b, 141
Protoperidinium divergens	-	80%	Centro		06/2010	142
Pyrodinium bahamense* var. *compressum	773544	86%	Centro	3m	07/2010	154-155
Scrippsiella trochoidea	111123	81%	Sinfonía	1m	10/2009	156



Figs. 143-156. Taxa formadores de FAN, ejemplares vistos bajo el microscopio óptico, excepto la figuras 152, 153 y 155 con microscopio electrónico de barrido. Fig. 143. *Chaetoceros radicans*, cadena en vista conectiva. Fig. 144. *C. tortissimus,* cadena en vista conectiva. Fig. 145. *Climacodium frauenfeldianum,* cadena en vista conectiva. Fig. 146. *Leptocylindrus minimus,* vista conectiva. Fig. 147. *Pseudo-nitzschia subfraudulenta,* vista valvar. Fig. 148. *Skeletonema* cf. *pseudocostatum,* cadena en vista conectiva. Fig. 149. *Skeletonema* sp. 1, cadena en vista conectiva. Fig. 150. *Cochlodinium polykrikoides*, vista dorsal. Fig. 151. *Gymnodinium catenatum*, células en cadena. Fig. 152. *Neoceratium balechii*, vista ventral. Fig. 153. *C. balechii* f. *longum*, vista ventral. Figs. 154-155. *Pyrodinium bahamense* var. *compressum*: Fig. 154. Células en cadena; Fig. 155. Célula en vista lateral derecha. Fig. 156. *Scrippsiella trochoidea,* vista ventral. Escalas: Figs. 150, 156 = 10 µm; Figs. 143, 146, 148-149, 151-152 = 20 µm; Figs. 144-145, 147, 153-155= 50 µm.

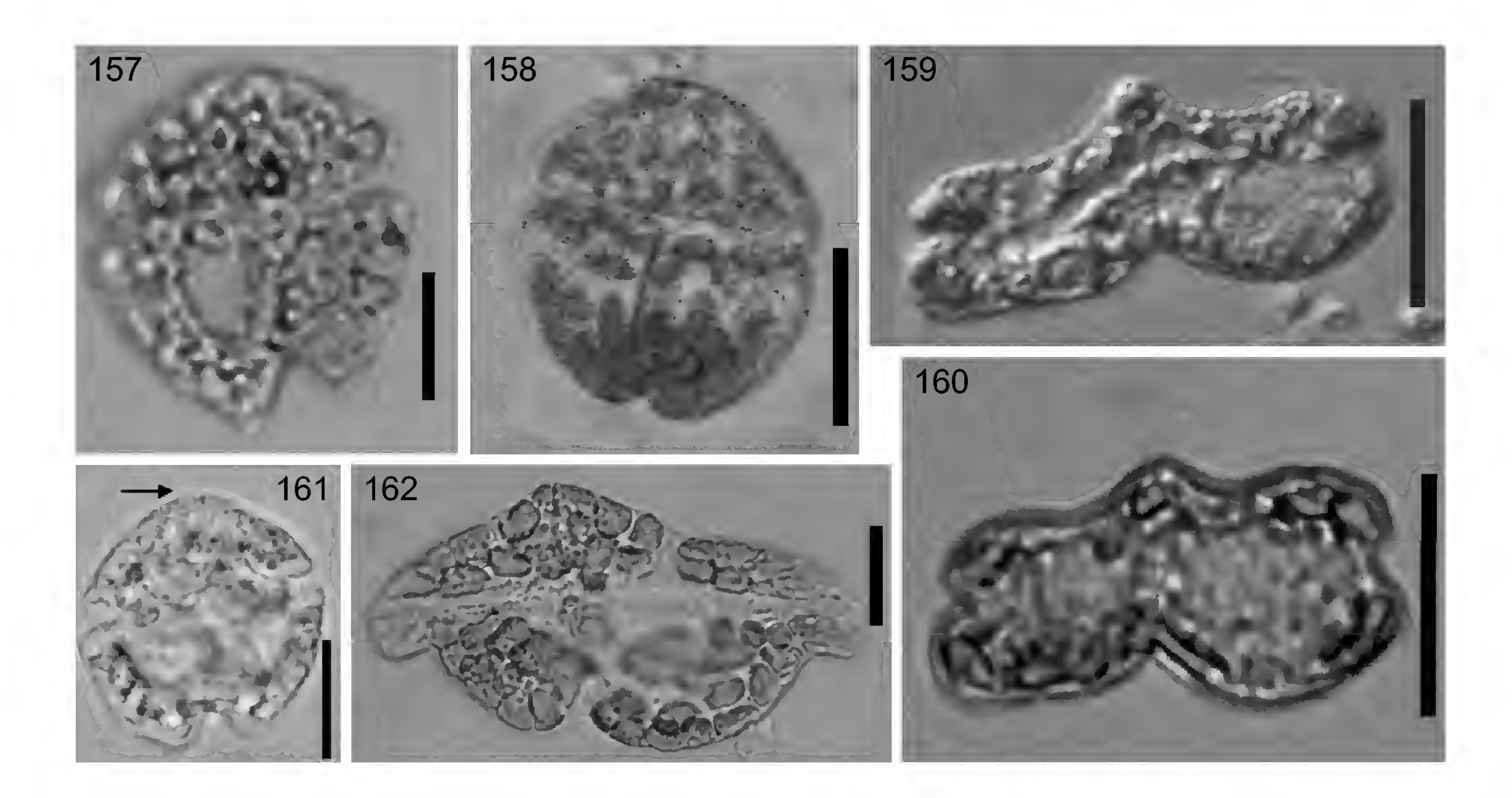
catenatum (Fig. 151), *Neoceratium furca* (Figs. 134-135), *Prorocentrum micans* (Figs. 140-141) *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* (Figs. 154-155) y *Scrippsiella trochoidea* (Fig. 156). Dos de ellos: *Gymnodinium catenatum* y *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* son productores de saxitoxinas y causan alta toxicidad en diversas partes del mundo. Sin embargo, *P. bahamense* var. *compressum* ha sido el que en Acapulco, ha ocasionado los mayores problemas de salud pública. Durante un FAN ocurrido a finales de 1995 e inicios de 1996, en las costas de los estados de Guerrero y Michoacán, incluyendo la bahía de Acapulco, se registraron valores de saxitoxinas en el bivalvo *Ostrea iridiscens*, de hasta 6,337 mg STXeq $100g^{-1}$, causan-

do varias personas intoxicadas y seis muertes (Orellana et al., 1998). Asimismo de agosto de 2001 a febrero de 2002, *P. bahamense* produjo otro FAN con densidades de hasta 3 x 10^6 Céls. L^{-1}, junto con *G. catenatum y Prorocentrum* sp., causando concentraciones de saxitoxinas en bivalvos de hasta 7,309 mg STXeq 100g $^{-1}$, provocando el envenenamiento de más de 100 personas, nueves fallecimientos, 180 días de veda y 48 t de peces muertos (Ramírez-Camarena et al., 2004). Los últimos FAN de este dinoflagelado registrados en la bahía, ocurrieron durante el desarrollo del presente estudio, en el periodo comprendido entre julio/2010 a enero/2011. El primero acontecido en julio, fue intenso con concentraciones de hasta 773.5 x 10^3 Céls. L-1 en el centro de la bahía, a 3 m de profundidad; con valores máximos de toxicidad de 2,092 µgSXTeq $100g^{-1}$ de carne con bioensayo con ratón registrados el día 8 de julio de 2010 (Anónimo, 2010a) y de 894.57 µgSXTeq $100g^{-1}$ de carne por HPLC, el 24 de julio de 2010 (Gárate-Lizárraga et al., 2012). En septiembre las concentraciones de células disminuyeron a un promedio de 823 Céls. L^{-1}, con los valores más altos encontrados a 10 m de profundidad; aunque se continuó registrando valores de toxicidad todavía altos, de 100 µgSXTeq $100g^{-1}$ de carne con bioensayo con ratón, el 4 de octubre de 2010 (Anónimo, 2010a). En noviembre se presentó nuevamente un incremento de la especie con densidades de 12.3 y 16.5 x 10^3 Céls. L^{-1}, a 5 y 10 m en las localidades Sinfonía y Pta. Bruja, respectivamente, y valores de saxitoxinas de hasta 739 µgSXTeq $100g^{-1}$ de carne con bioensayo con ratón, el 12 de noviembre de 2010 (Anónimo, 2010a). Este incremento es considerado como un nuevo evento que se gestó en el exterior de la bahía, toda vez que coincidió con un FAN de mayor magnitud, ocurrido a lo largo de la costa grande del estado de Guerrero, durante diciembre de 2010 (Gárate-Lizárraga et al., 2011), el cual estuvo conformado por cuatro especies de dinoflagelados, dando valores de toxicidad de hasta 536 µgSXTeq $100g^{-1}$ de carne con bioensayo con ratón. En la región de estudio, *P. bahamense* var. *compressum*, continuó presentándose hasta enero de 2011, en las estaciones ubicadas al E de la bahía, aunque ya no se reportaron valores de saxitoxinas por arriba de los 80 µgSXTeq $100g^{-1}$ de carne. Durante todo el periodo en que *P. bahamense* var. *compressum* estuvo presente en la Bahía de Acapulco (julio 2010 a enero 2011), la densidad de células fue suficientemente alta (> 5x10^3 Céls. L^{-1}), para considerarlo un FAN, y las concentraciones de toxinas alcanzadas, guiaron a la veda en la extracción de moluscos hasta el 12 de noviembre de 2010.

Otro dinoflagelado tóxico productor de saxitoxinas es *Gymnodinium catenatum*, que estuvo presente en Acapulco durante todos los muestreos con abundancias que variaron de 20 a 188.7 x 10^3 Céls. L^{-1}. En la época de secas (octubre de 2010 a mayo de 2010), los mencionados valores fueron menores a 4x10^3 Céls. L^{-1}, pero a

principios de la época de lluvias (julio) incrementó su abundancia llegando casi a 10x10[3] Céls. L^{-1}, coincidiendo el comportamiento de su profusión con el FAN de *Pyrodinium bahamense* var. *compressum*. En septiembre sus abundancias decayeron hasta un promedio de 129 Céls. L^{-1}, al igual que *Pyrodinium bahamnese*; repuntando en el mes de noviembre (188.7 x 10^3 Céls. L^{-1}), por lo que seguramente esta especie contribuyó también en las concentraciones de saxotoxinas alcanzadas en los moluscos bivalvos (392-739 µgSTXeq/100g^{-1}, el día 12 de noviembre de 2010; Anónimo, 2010a). En enero de 2011 los valores bajaron nuevamente aunque en algunos sitios fueron mayores de 5x10^3 Céls. L^{-1}, con las cantidades más altas entre los 3 y 5 metros de profundidad.

Grupos importantes adicionales registrados en Acapulco y también considerados organismos tóxicos, correspondieron a los dinoflagelados del género *Karenia*, de los cuales se encontraron ocho taxa en la Bahía de Acapulco: *Karenia asteriochroma* (Fig. 92), *K. bicuneiformis* (Fig. 157), *K.* cf. *brevis* (Fig. 60), *K. brevisulcata* (Fig. 93), *K. mikimotoi* (Fig. 158), *K. papillonacea* (Figs. 159-160), *K. selliformis* (Fig. 161) y *Karenia* sp. 1 (Fig. 162). Las representantes más comunes en Acapul-



Figs. 157-162. Taxa del género *Karenia*, ejemplares vistos bajo el microscopio óptico. Fig. 157. *Karenia bicuneiformis,* vista dorsal. Fig. 158. *K. mikimotoi,* vista ventral. Figs. 159-160. *K. papillonacea,* vista ventral. Fig. 161. *K. selliformis,* vista dorsal, la flecha señala la carena. Fig. 162. *Karenia* sp., vista ventral. Escalas: Figs. 157, 161 = 10 µm; Figs. 158-160, 162 = 20 µm.

co fueron: *K. mikimotoi* y *K. selliformis*, alcanzando densidades de hasta 1.8 x 10^3 Céls. L^{-1} en agua superficial (1-3m). Otra de las especies interesantes, que constituyó además un nuevo registro para el PM, fue *K. asteriochroma*. Estimando el valor de 5 x 10^3 Céls .L^{-1}, como límite para considerar la abundancia de *Karenia* como FAN (Lansberg & Steidinger, 1998), y sabiendo que *K. breve*, *K. mikimotoi* y *K. selliformis* son ictiotóxicas (productoras de hemolisinas y gimnodiminas), se puede afirmar que tales especies representan un riesgo para la salud en la Bahía de Acapulco, sobre todo porque se les ha encontrado junto con *Gymnodinium catenatum*.

CONCLUSIONES

Como conclusión cabe aseverar que la ficoflora planctónica y ticoplanctónica de Acapulco es rica (641 taxa) y compleja, siendo importantes los dinoflagelados, tanto tecados como desnudos, así como las diatomeas. La alta biodiversidad fitoplanctónica encontrada fue todavía más sorprendente, cuando al compararla con otras seis bahías ubicadas en el PM, resultó ser la de mayor riqueza e incluso semejante a la reportada en los golfos de California y Tehuantepec, regiones más extensas y dinámicas desde el punto de vista oceanográfico.

Es interesante que solo 27 taxa mostraron tener una frecuencia de aparición mayor de 50%, lo que evidencia la sucesión de distintas comunidades fitoplanctónicas a lo largo de los 10 años de periodo de estudio. El hecho de que la mayoría de las especies sean escasas o raras, muestra que la alta riqueza de algas fitoplanctónicas en Acapulco, es resultado en parte, del hecho de que las especies dominantes sean muy pocas y con baja abundancia, lo que permite la expresión de un gran número de taxa en la bahía. Dicho hallazgo parece no concordar con la idea de que Acapulco sea un ambiente altamente eutrofizado por efectos antropógenas. Otra diferencia importante del área de estudio con respecto a otras regiones del PM es su mayor proporción de taxa de Dinophyta en comparación con las diatomeas (los grupos mayoritarios en el fitoplancton marino), lo cual además también fue registrado por Rojas-Herrera et al. (2012).

Este estudio contribuyó con 38 nuevos registros para el Pacífico mexicano particularmente (36) dinoflagelados, de los cuales la mayoría son especies desnudas o atecadas, probablemente como resultado de la pronta observación de las muestras fijadas y de la observación de muestras in vivo.

Con base en el análisis del esfuerzo de muestreo realizado, se puede concluir que la captura con botella permitió obtener una representación fiel de la riqueza de

especies del sistema y afirmar que básicamente ya se tiene un conocimiento bastante completo de la riqueza fitoplanctónica de la bahía, sin embargo todavía es necesario enfocar un estudio específico sobre fitoflagelados y picoplancton para completar el listado. Por otra parte, el alto número de especies fitoplanctónicas, registradas únicamente a través de las colectas con red, evidenció que dadas las variaciones de las condiciones ambientales que pueden ocurrir en la bahía, para llegar a conocer cabalmente a las especies que habitan en Acapulco, además de realizar trabajo intensivo durante ciclos anuales o bimestrales, son necesarios los estudios a largo plazo, como los que se han realizado a través de más de 10 años, por personal del Laboratorio de Fitoplancton Marino y Salobre de la UAM-Iztapalapa.

Por otra parte el hecho de haber encontrado varios taxa tanto de diatomeas, como de dinoflagelados, reconocidos como especies oceánicas, incluso algunas de las cuales han sido localizadas en zonas oceánicas muy profundas, es indicativo de la intrusión de agua oceánica a la región de estudio, posiblemente por su cercanía de la Trinchera Mesoamericana y por efecto del patrón de corrientes modelado para la bahía, el cual produce la entrada de una corriente subsuperficial por la porción occidental, que circula en su interior y sale por la parte oriental. Esta mezcla de masas de aguas costeras y oceánicas, contribuye a sumar elementos de comunidades de distinta estirpe, lo que conlleva a explicar la alta riqueza fitoplanctónica encontrada en su interior; pero además la intrusión de agua oceánica más oligotrófica, puede influir también en el estado trófico de la bahía, posibilitando la expresión de un mayor número de especies, en lugar de la dominancia permanente de solo algunas, como ocurre en cuerpos de agua eutróficos.

No obstante lo anterior, con base en la idea de Margalef (1978), acerca de que en el ambiente marino, las colonias o cenobio mucilaginosos se desarrollan primordialmente en condiciones de eutrofización, debido a que el mucílago pone resistencia a la difusión de los nutrientes desde el ambiente hasta las células. El hallazgo de los taxa *Phaeocystis* sp. y *Planktoniella muriformis* en la bahía, indican también que en ciertos momentos las concentraciones de nutrientes y materia orgánica en la región de estudio son altas (aunque esto no siempre se refleje en las concentraciones de nutrientes medidas en el agua).

La eutrofización de la bahía de Acapulco ocurre principalmente en la época de lluvias, debido a las descargas de arroyos temporales de aguas negras que bajan desde las montañas. Lo anterior es evidente al observarse que los niveles de fosfatos se elevan considerablemente justo en los meses de julio-agosto (época de lluvias), mientras que la salinidad disminuye, y no es sino hasta el inicio de las secas que se incrementan las formas nitrogenadas.

Los procesos de eutrofización son importantes considerando los riesgos ambientales y a la salud provocados por los FAN, dado el elevado número de especies potencialmente nocivas registradas en la bahía de Acapulco (50 taxa), así como el registro de 23 taxa formadores de florecimientos entre los cuales hay especies consideradas como tóxicas o nocivas, tanto de dinoflagelados (*Gymnodinium catenatum*, *Pyrodinium bahamense* var. *compressum*, *Akashiwo sanguinea*, *Cochloldinum polykrikoides* y *Karenia* spp.) como de diatomeas (*Pseudo-nitzschia* spp.).

Asimismo el hallazgo de especies de Euglenophyta, como *Euglena pascheri*, indicadora de presencia de materia orgánica, asociada a la localidad “La Naval”, en la cual el tiempo de resilencia del agua es mayor, es indicativo de la entrada de aguas negras a la bahía. Por el contrario, el hallazgo de relaciones simbióticas de cianofitas fijadoras de nitrógeno en o sobre dinoflagelados y diatomeas, así como del consorcio *Leptocilindrus mediterraneus–Solenicola setigera*, podrían por el contrario indicar limitaciones de compuestos nitrogenados, especialmente nitratos, en ciertos momentos.

Las anteriores condiciones contrastantes permiten suponer que los niveles de eutrofización en la bahía seguramente serian más elevados de no ser por un efecto combinado entre el “lavado” que juegan las corrientes marinas que entran y salen de la bahía, y el papel depurador que juega su comunidad fitoplanctónica. Ello nos lleva a plantear la hipótesis de que la bahía de Acapulco presenta una alta capacidad de resilencia, entendida como aquello que permite a un sistema, dentro de ciertos límites, regresar a un estado anterior después de sufrir una perturbación, es decir la capacidad que posee un ecosistema para absorber el estrés y poder seguir proporcionando beneficios. Lo que aquí resulta más interesante, es que se ha sugerido que la resilencia depende, al menos en parte, de la diversidad de los organismos y la heterogeneidad de sus funciones biológicas (Anónimo, 1996), por ello podemos inferir que la alta riqueza fitoplanctónica de Acapulco, no solo vista como el alto número de especies registradas, sino también como su complejidad en términos de la alta diversidad de funciones, considerando el predominio de dinoflagelados y la diversidad de tipos de nutrición y relaciones interespecíficas (autótrofos, mixótrofos, heterótrofos, simbiontes y parásitos), y de niveles de organización, debe estar relacionada con su alta capacidad de resilencia. Lo anterior marca una línea de investigación importante a seguir en este tenor, con la idea de que a través del estudios florísticos, en combinación con aspectos ecológicos de las comunidades y ambientales del sistema, dar elementos para conocer el estado de salud de la bahía en su justa dimensión y propiciar su conservación, disminuyendo la intensidad de los factores que causan su perturbación. Tales acciones requieren cierta urgencia,

porque se ha señalado que la estabilidad en un sistema de transición, como lo es la bahía de Acapulco, se vuelve frágil por los acelerados cambios originados por el hombre y cuando dichas perturbaciones traspasan cierto umbral, provocando cambios cualitativos en las comunidades, los impactos se vuelven irreversibles (Anónimo, 1996).

AGRADECIMIENTOS

A la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad por el apoyo financiero recibido para la realización de los proyectos de investigación: H176, S151, BA008, DJ022 y HJ014. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo financiero al proyecto de investigación G37560 y por la beca doctoral otorgada a la M. en C. M. E. Zamudio-Resendiz, ya que parte de los resultados del trabajo corresponden a su investigación doctoral en el Programa de Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana. A los integrantes del Laboratorio de Ecosistemas Costeros de la UAM-Iztapalapa, por la ayuda en la recolecta y evaluación de parámetros físico-químicos. Al M. en C. Gilberto Hernández Cárdenas por la figura del mapa de la bahía incluyendo la topografía de la región. Al Dr. Saúl López Silva, ex Director del Laboratorio Estatal de Salud Pública del Estado de Guerrero "Dr. Galo Soberón y Parra", por el apoyo logístico brindado para la realización de colectas en la Bahía de Acapulco. A los revisores anónimos por mejorar substancialmente el escrito.

LITERATURA CITADA

Achatz, J. G., M. Hooge, A. Wallberg, U. Jondelius & S. Tyler. 2009. Systematic revision of acoels with 9+0 sperm ultrastructure (Convolutida) and the influence of sexual conflict on morphology. J. Zool. Syst. Evol. Res. DOI: 10.1111/j.1439-0469.2009.00555.x

Aguilar-Camacho, J. M. 2010. Catálogo taxonómico y descripción de las esponjas de la bahía de Acapulco, Gro. (Pacífico Mexicano). Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Guerrero, Unidad Académica de Ecología Marina. Acapulco, Guerrero, México. 115 pp.

Aké-Castillo, J. A. 1997. Sistemática y taxonomía de *Chaetoceros* Ehrenberg y *Thalassiosira* Cleve (Bacillariophyceae) del Golfo de Tehuantepec, México. Tesis de maestría. Instituto Politécnico Nacional, Centro de Investigación y de Estudios Avanzados, Unidad Mérida. Mérida, Yucatán, México. 84 pp.

Aké-Castillo, J. A., D. U. Hernández-Becerril & M. E. Meave-del Castillo. 1999. Species of the genus *Thalassiosira* (Bacillariophyta) from the Gulf of Tehuantepec, Mexico. Bot. Mar. 42: 487-503.

Alves-de-Souza, C., M. T. González & J. L. Iriarte. 2008. Functional groups in marine phytoplankton assemblages dominated by diatoms in fjords of southern Chile. J. Plankton Res. 30(11): 1233-1243.

Anónimo. 1979. Estudio sobre la contaminación de agua en la Bahía de Acapulco y proximidades (Perfiles y distribución de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto). Secretaría de Marina. México, D.F., México. 79 pp.

Anónimo. 1996. Características específicas de la diversidad biológica y sugerencias a las instituciones financieras sobre como lograr que sus actividades respalden más adecuadamente los objetivos del Convenio. Convenio Sobre la Diversidad Biológica. Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente. Tercera Reunión. Buenos Aires, Argentina. 9 pp. http://www.iisd.ca/biodiv/cop3/cop307s.pdf

Anónimo. 2005. Cuaderno estadístico municipal Acapulco de Juárez, Estado de Guerrero. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. http://www.inegi.gob.mx/est/contenidos/espanol/sistemas/cem05/estatal/gro/m001/index.htm

Anónimo. 2010a. Resultados de Saxitoxinas en Moluscos Bivalvos al 04 de Diciembre 2010. Laboratorio Estatal de Salud Pública, Guerrero, Subsecretaría de Regulación, Control y Fomento Sanitario. Acapulco, Guerrero, México. 3 pp. http://www.lesp-guerrero.gob.mx/wp-content/uploads/2010/07/Resultados-de-Saxitoxinas-al-04DICIEMBRE10.pdf

Anónimo. 2010b. Clima en Acapulco. Est. Meteor. 768050 (Coordenadas: Latitud: +16º83 N, Longitud: -099º93 W). Alpred, S. L. Murcia, España. http://clima.tiempo.com/clima-en-acapulco-768050-2010.

Balech, E. 1988. Los dinoflagelados del Atlántico Sudoccidental. Publ. Esp. Instit. Esp. Oceanogr. 1: 1-310.

Balech, E. 1995. The genus *Alexandrium* Halim (Dinoflagellata). Sherkin Island Marine Station. Co Cork, Ireland, UK. 151 pp.

Balleza-García, M. & F. J. Néstor-Cervantes. 1992. Contribución al estudio de los quetognatos de la Bahía de Acapulco, Gro. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Guerrero, Escuela Superior de Ecología Marina. Acapulco, Guerrero, México. 104 pp.

Band-Schmidt, C. J., L. Morquecho, D. U. Hernández-Becerril, A. Reyes-Salinas & E. Bravo-Sierra. 2004. Raphidophyceasn on the coast of Mexico. Hydrobiologia 515: 79-89.

Barba-Marino, F. 2009. Composición y zonificación de la comunidad de moluscos de sustrato rocoso en dos sitios con distinta acción de oleaje, en la isla "La Roqueta", Acapulco, Guerrero, México. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Guerrero, Unidad Académica de Ecología Marina. Acapulco, Guerrero, México. 179 pp.

Bérard-Therriault, L., M. Poulin & L. Bossé. 1999. Guide d´identifcation du phytoplankton marin de l´estuaire et du golfe du Saint-Laurent. Conseil National de Recherches du Canada. Ottawa, Canadá. 387 pp.

Blanchot, J. & M. Rodier. 1996. Picoplankton abundances in the western tropical Pacific Ocean during the 1992 El Niño year: results from flow cytometry. Deep Sea Res. 43(6): 877-895.

Bourrelly, P. 1972. Les algues d'eau douce, initiation a la systématique. Tome I: Les Algues Vertes. Editions N. Boubée Cie. París, Francia. 572 pp.

Bravo-Sierra, E. 1999. Composición del fitoplancton de red en Bahía Banderas, México, 1990-1991. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 104 pp.

Buck, K. R. & W. N. Bentham. 1998. A novel symbiosis between a cyanobacterium, *Synechococcus* sp., an aplastidic protist, *Solenicola setigera*, and a diatom, *Leptocylindrus mediterraneus*, in the open ocean. Mar. Biol. 132: 349-355.

Cárdenas-Santiago, M. H & B. Jiménez-Escobar. 2001. Diversidad de aves marinas en la Bahía de Acapulco, Gro. México. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Guerrero, Escuela Superior de Ecología Marina. Acapulco, Guerrero, México. 55 pp.

Clarke, K. R. & R. N. Gorley. 2006. Multivariate statics for ecologists PRIMER v6. Plymouth, UK. 192 pp.

Cortés-Altamirano, R. & N. Pasten-Miranda. 1982a. Composición, abundancia y distribución del fitoplancton del Estero de Urías, Sin., México. I. Período primaveral 1980. Rev. Lat. Microbiol. 24: 103-114.

Cortés-Altamirano, R. & N. Pasten-Miranda. 1982b. Composición, abundancia y distribución del fitoplancton del estero Urías, Sin., México. II. Período Verano 1980. Rev. Lat. Microbiol. 24: 297-308.

Cortés-Altamirano, R. & N. Pasten-Miranda. 1985. Composición, abundancia y distribución del fitoplancton del Estero de Urías, Sin. México. IV. Período de Invierno. Rev. Lat. Microbiol. 27: 123-133.

Cronberg, G. E, J. Carpenter & W. W. Carmichael. 2004. Taxonomy of harmful cyanobacteria. In: Hallegraeff, G. M., D. M. Anderson y A. D. Cembella (eds.). Manual on Harmful Marine Microalgae. 2a. ed. United Nations Educational Scientific and Cultural Organization Publishing. París, Francia. pp. 523-562.

Dodson, A. N. & W. H. Thomas. 1978. Reverse filtration. In: Sournia, A. (ed.). Phytoplankton Manual. United Nations Educational Scientific and Cultural Organization. París, Francia. pp. 104-107.

Domínguez-Parra, S. 1979. Estudio de la calidad reglamentaria y ecológica de las aguas costeras en la Bahía de Acapulco, Gro. y proximidades realizado de noviembre de 1978 a marzo de 1979. Tesis de maestría en ciencias. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 153 pp.

Edler, L. & M. Elbrächter. 2010. 2 The Utermöhl method for quantitative phytoplankton analysis. In: Karlson, B., A. Cusack & E. Bresnan (eds.). Microscopic and molecular methods for quantitative phytoplankton analyses. United Nations Educational Scientific and Cultural Organization. París, Francia. pp. 13-20.

Elbrächter, M. 1979. On the taxonomy of unarmored dinophytes (Dinophyta) from the Northwest African upwelling region. Meteor Forschungs Reihe 30: 1-22.

Emery, K. O. 1967. Estuaries and Lagoons in relation to continental shelves. Biol. Bull. 1493: 9-11.

Estradas-Romero, A. R., M. Prol-Ledesma & M. E. Zamudio-Reséndiz. 2009. Relación de las características geoquímicas de los fluidos hidrotermales con la abundancia y riqueza de especies del fitoplancton de Bahía Concepción, Baja California Sur, México. Bol. Soc. Geol. Mex. 61(1): 87-96.

Fensome, R. A., F. J. R. Taylor, G. Norris, W. A. S. Sarjeant, D. I. Wharton & G. L. Williams. 1993. A classification of living and fossil Dinoflagellates. Micropaleontology 7: 1-351.

Flamand-Swaner, C. L. 1991. Pacífico tropical mexicano, Cabo Corrientes a la frontera con Guatemala. Oceanografía Geológica. In: De la Lanza Espino, G. (comp.). Oceanografía de mares mexicanos. AGT Editor. México, D.F., México. pp. 117-148.

Fritz, L. & R. E. Triemer. 1985. A rapid simple technique utilizing Calcofluor white M2R for the visualization of Dinoflagellate thecal plates. J. Phycol. 21: 662-664.

Fryxell, G. A. & G. R. Hasle. 2004. Taxonomy of harmful diatoms. In: Hallegraeff, G. M., D. M. Anderson, A. D. Cembella (eds.). Manual on Harmful Marine Microalgae. 2a. ed. United Nations Educational Scientific and Cultural Organization Publishing. París, Francia. pp. 465-510.

Gaines, G. & M. Elbrächter. 1987. Heterotrophic nutrition. In: Taylor, F. J. R. (ed.). The Biology of Dinoflagellates. Bot. Monogr. 21: 224-268.

Gárate-Lizárraga, I. 1989. Nuevos registros de especies del género *Rhizosolenia* en la región central del golfo de California y Bahía Magdalena, B.C.S. CICIMAR 4(2): 291-296.

Gárate-Lizárraga, I. 1991. Análisis de una marea roja causada por *Noctiluca scintillans* (Macartney) Ehr. en Bahía Concepción Baja California Sur en febrero de 1989. Rev. Invest. Cien. 2(1): 35-43.

Gárate-Lizárraga, I. 1992. Variación espacio temporal de la abundancia fitoplanctónica y de la estructura de las asociaciones microfitoplanctónicas en el Sistema Lagunar Magdalena-Almejas durante 1984-1986. Tesis de maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias del Mar, Instituto Politécnico Nacional. La Paz, Baja California Sur, México. 84 pp.

Gárate-Lizárraga, I. 2008. Nuevos registros de dinoflagelados planctónicos para el Golfo de Tehuantepec, México. Oceánides 23 (1,2): 55-65.

Gárate-Lizárraga, I. 2009. First record of *Ceratium dens* (Dinophycae) in the Gulf of California. Oceánides 24(2): 167-173.

Gárate-Lizárraga, I. & R. González-Armas. 2011. Occurrence of *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* along the southern coast of Baja California Peninsula. Mar. Pollut. Bull. 62: 626-630.

Gárate-Lizárraga, I. & S. Muñetón-Gómez. 2009. Primer registro de la diatomea epibionte *Pseudohimantidium pacificum* y de otras asociaciones simbióticas en el Golfo de California. Acta Bot. Mex. 88: 31-45.

Gárate-Lizárraga, I. & G. Verdugo-Díaz. 2007. Nuevos registros de dinoflagelados desnudos para el Golfo de California, México. Oceánides 22(1-2): 37-43.

Gárate-Lizárraga, I., C. J. Band-Schmidt, G. Verdugo-Díaz, M. S. Muñetón-Gómez & E. F. Félix-Pico. 2007. Dinoflagelados (Dinophyceae) del sistema lagunar Magdalena-Almejas. In: Funes-Rodríguez, R., J. Gómez-Gutiérrez, R. Palomares-García (eds.). Estudios ecológicos en Bahía Magdalena. Centro Interdisciplinario de Ciencias del Mar, Instituto Politécnico Nacional. La Paz, Baja California Sur, México. pp. 145-174.

Gárate-Lizárraga, I., C. J. Band-Schmidt, F. Aguirre-Baena & T. Grayev del Álamo. 2009. A multi species microalgae Bloom in Bahía de La Paz, Gulf of California, Mexico (June 2008). Oceánides 24(1): 1-15.

Gárate-Lizárraga, I., R. E. Muciño-Márquez & G. Verdugo-Díaz. 2010. First record of *Erythropsidinium agile* (Gymnodiniales: Warnowiaceae) in the Mexican Pacific. Oceánides 25(2): 137-142.

Gárate-Lizárraga, I., A. Díaz-Ortíz, B. Pérez-Cruz, M. A. Alarcón-Romero, L. A. Chávez-Almazán, J. L. García-Barbosa & S. López-Silva. 2011. A multi-species dinoflagellate Bloom and shellfish toxicity in Costa Grande, Guerrero, Mexico (December, 2010). Oceánides 26(1): 61-71.

Gárate-Lizárraga, I., B. Pérez-Cruz, J. A. Díaz-Ortíz, M. Alarcón-Tacuba, L. A. Chávez-Almazán, M. A. Alarcón-Romero, S. López-Silva, J. J. Bustillos-Guzmán & S. Licea-Durán. 2012. Toxicity and paralytic toxin profile in *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* and violet oyster in Bahía de Acapulco. Harmful Algae News 45: 2-3.

García-López, J. A. 1994. Fauna malacológica de acompañamiento del caracol *Purpura pansa* Gould 1853, en la zona mesolitoral de la Isla la Roqueta, Acapulco, Gro., México. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Guerrero, Escuela Superior de Ecología Marina. Acapulco, Guerrero, México. 97 pp.

Gómez, F. 2007. The consortium of the Protozoan *Solenicola setigera* and the diatom *Leptocylindrus mediterraneus* in the Pacific Ocean. Acta Protozool. 46: 15-24.

Gómez, F. 2008. *Erythropsidinium* (Gymnodiniales, Dinophyceae) in the Pacific Ocean, a unique dinoflagellate with an ocelloid and a piston. Eur. J. Protistol. 44: 291-298.

Gómez, F. 2010. *Neoceratium* gen. nov., a new genus for all marine species currently assigned to *Ceratium*. Protist 161(35-54): 35-54.

Hallegraeff, G. M. 2004. Harmful algal blooms: a global overview. In: Hallegraeff, G. M., D. M. Anderson, A. D. Cembella (eds.). Manual on Harmful Marine Microalgae. 2a. ed. United Nations Educational Scientific and Cultural Organization Publishing. París, Francia. pp. 25-50.

Hallegraeff, G. M. & Y. Hara. 2004. Taxonomy of harmful marine raphidophytes. In: Hallegraeff, G. M., D. M. Anderson, A. D. Cembella (eds.). Manual on Harmful Marine Microalgae. 2a. ed. United Nations Educational Scientific and Cultural Organization Publishing. París, Francia. pp. 511-522.

Hansen, P. J. 1991. Quantitative importance and trophic role of heterotrophic dinoflagellate in a coastal pelagic web. Mar. Ecol. Prog. Ser. 73: 253-261.

Hasle, G. R. 1975. Some living marine species of the diatom family Rhizosoleniaceae. Beih. Nova Hedwigia 53: 99-140.

Hasle, G. R. 1978. Some specific preparations. Diatoms. In: Sournia, A. (ed.). Phytoplankton Manual. United Nations Educational Scientific and Cultural Organization. Paris, France. pp. 137-142.

Hasle, G. R. & E. E. Syvertsen. 1997. Marine Diatoms. In: Tomas, C. R. (ed.). Identifying marine phytoplankton. Acad. Press Inc. California, USA. pp. 5-385.

Heimdal, B. R. 1997. Modern coccolithophorids. In: Tomas, C. R. (ed.). Identifying Marine Phytoplankton. Acad. Press. Inc. California, USA. pp. 731-847.

Hendricks, E. M. 1993. Crustáceos Decápodos del Pacífico Mexicano. In: Salazar Vallejo, S. I. & N. E. González (eds.). Biodiversidad marina y costera de México. Comisión nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Centro de Investigaciones de Quintana Roo. Chetumal, México. pp. 272-318.

Hernández-Becerril, D. U. 2003. La diversidad del fitoplancton marino de México. Un acercamiento actual. In: Barreiro-Güemes, M. T., M. E. Meave del Castillo, M. R. Signoret-Poillon & M. G. Figueroa-Torres (eds.). Planctología Mexicana. Sociedad Mexicana de Planctología, A.C. México, D.F., México. pp. 1-17.

Hernández-Becerril, D. U. & E. Bravo-Sierra. 2004a. Observation on rare planktonic dinoflagellate, *Dinofurcula* cf. *ultima* (Dinophyceae), from the Mexican Pacific. Phycol. 43(4): 341-345.

Hernández-Becerril, D. U. & E. Bravo-Sierra. 2004b. New records of planktonic Dinoflagellates (Dinophyceae) from the Mexican Pacific Ocean. Bot. Mar. 47: 417-423.

Hernández-Becerril, D. U. & E. M. Diaz-Almeyda. 2006. The *Nitzschia bicapitata* group, new records of the genus *Nitzschia*, and further studies on species of *Pseudo-nitzschia* (Bacillariophyta) from Mexican Pacific coasts. Nova Hedwigia Beih. 130: 293-306.

Hernández-Becerril, D. U., M. E. Meave del C. y C. Flores Granados. 2003. Dinoflagelados del Orden Dinophysiales en las Costas Mexicanas. In: Barreiro, M. T., M. E. Meave del Castillo, G. Figueroa-Torres y M. Signoret (eds.). Planctología Mexicana. Sociedad Mexicana de Planctología, A.C. México, D.F., México. pp. 19-42.

Hernández-Becerril, D. U., J. G. A. Ceballos-Corona, K. Esqueda-Lara, M. A. Tovar-Salazar & D. León-Álvarez. 2008. Marine Planktonic dinoflagellates of the order Dinophysiales (Dinophyta) from coasts of the tropical Mexican Pacific, including two new species of the genus *Amphisolenia*. J. Mar. Biol. Assoc. 88(1): 1-15.

Hernández-Becerril, D. U., P. Herrera-Hernández, A. Pérez-Mendoza & J. G. A. Ceballos-Corona. 2010. Marine planktonic Diatoms of the order Rhizosoleniales (Bacillariophyta) from the tropical Mexican Pacific. Vie Milieu 60(2): 95-107.

Hoek, C. van den; D. G. Mann & H. M. Jahns. 1995. Algae. An introduction to phycology. Cambridge University Press. Cambridge, USA. 623 pp.

Huber-Pestalozzi, G. 1955. Das Phytoplankton des Sübwasser: Systematik und Biologie. Tomo 4. Euglenophycean. E. Schweizerbart´sche Verlagbuchhandiung. Stüttgart, Alemania. 606 pp., 114 láms.

Itakura, S. & M. Yamaguchi. 2001. Germination characteristics of natural occurring cysts of *Alexandrium tamarense* (Dinophyceae) in Hiroshima Bay, Inland Sea Japan. Phycologia 40(3): 263-267.

Johnson, M. D. & D. K. Stoecker. 2005. Role of feeding in growth and photophysiology of *Myrionecta rubra*. Aquat. Microb. Ecol. 39: 303-312.

Kofoid, C. A. & O. Swezy, 1921.The free-living unarmored Dinoflagellata. Memories of University of California. Vol. 5. University of California Press. Berkeley, USA. 562 pp.

Komárek, J. & K. Anagnostidis. 2005. Cyanoprokaryota 2. Teil/ 2nd Part: Oscillatoriales. In: Büdel, B., L. Krienitz, G. Gärtner & M. Schagerl (eds.). Süsswasserflora von Mitteleuropa 19/2. Elsevier/Spektrum. Heidelberg, Alemania. 759 pp.

Krayesky, D. M., E. Meave del C., E. Zamudio, J. N. Norris & S. Fredericq. 2009. Diatoms (Bacillariophyta) of the Gulf of Mexico. In: Felder, D. L. & D. K. Camp (eds.). Gulf of Mexico origin, waters, and biota. Vol.1. Biodiversity. Texas A & M University Press. College Station, Texas, USA. pp. 155-186.

Kulm, L. D., C. Roush, C. Harlett, H. Heudeck, H. Chambers & J. Runge. 1975. Oregon Continental Shelf Sedimentation Interrelationships of facies distribution and sedimentary processes. J. Geol. 83(2): 145-175.

Lansberg, J. H. & K. A. Steidinger. 1998. A historical review of *Gymnodinium breve* red tides implicated in mass mortalities of the manatee (*Trichechus manatus latirostris*) in Florida, USA. In: Reguera, B., J. Blanco, M. L. Fernández & T. Wyatt (eds.). Harmful algae. Comisión Oceanográfica Intergubernamental, United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization. París, Francia. pp. 97-100.

Lee, R. E. 1999. *Phycology*. Cambridge University Press. Cambridge, USA. 614 pp.

Licea, S., J. L. Moreno-Ruiz, H. Santoyo-Reyes & G. Figueroa. 1995. Dinoflageladas del Golfo de California. Universidad Autónoma de Baja California Sur, Secretaria de Educación Pública, Fondo para Modernización de la Educación Superior, Programa Interdisciplinario e Interinstitucional Mar de Cortés. México, D.F., México. 165 pp.

Ligeza, S. & E. Wilk-Wozniak. 2011. The occurrence of a *Euglena pascheri* and *Lepocinclis ovum* bloom in an oxbow lake in southern Poland under extreme environmental conditions. Ecol. Indic. 11: 925-929.

Lluch-Cota, S. E. 2000. Coastal upwelling in the Eastern Gulf of California. Oceanologica Acta 23(6): 731-740.

Lluch-Cota, S. E., S. Álvarez-Borrego, E. M. Santamaría del Ángel, F. E. Müller-Karger & S. Hernández-Vázquez. 1997. The Gulf of Tehuantepec and adjacent areas: spatial and temporal variation of satellite-derived photosynthetic pigments. Ciencias Marinas 23(3): 329-340.

Lucero-Blanco, A. & G. A. Herrera-Hernández. 2007. Distribución espacio temporal de dos especies de erizos de mar: *Echinometra vanbrunti* y *Diadema mexicanum*, en la zona infralitoral de la isla La Roqueta, Acapulco, Gro., México. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Guerrero, Unidad Académica de Ecología Marina. Acapulco, Guerrero, México. 47 pp.

Magurran, A. E. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Publishing. Oxford, UK. 256 pp.

Margalef, R. 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. Oceanológica Acta 1(4): 493-509.

Martínez Orozco, S. Y. 2004. Estudio de la productividad de la población de los copépodos Pelágicos de la Bahía de Acapulco Guerrero, México. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Guerrero, Unidad Académica de Ecología Marina. Acapulco, Guerrero, México. 39 pp.

Mayo-Vera, A. B. 2004. Estudio Ambiental de la bahía de Acapulco, Guerrero. Tesis de licenciatura (Ingeniero Geólogo).Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ingeniería. México, D.F., México. 76 pp.

Meave-del Castillo, M. E. 1999. Diatomeas planctónicas del Pacífico Mexicano. Informe final Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad de México-Comisión

Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad proyecto Proyecto H176. México, D.F., México. 487 pp. http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/InfH176%20primera%20parte.pdf

Meave-del Castillo, M. E. 2002. Diatomeas marinas planctónicas de la zona costera del Pacífico tropical mexicano. Informe final Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad de México-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad proyecto Proyecto S151. México, D.F., México. 37 pp. http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/InfS151.pdf

Meave-del Castillo, M. E. 2006. Diatomeas (Bacillariophyta), Dinoflagelados (Dinophyta) y Silicoflagelados (Dictyochophyceae) Marinos del Pacífico Mexicano, con énfasis en la porción tropical. Informe final Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad de México-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad proyecto Proyecto BA008. México, D.F., México. 80 pp. http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/InfBA008%20parte%201.pdf

Meave-del Castillo, M. E. 2009. Dinoflagelados y diatomeas del Pacífico tropical mexicano. Informe final Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad de México-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad proyecto Proyecto DJ022. México, D.F., México. http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/InfDJ022.pdf

Meave-del Castillo, M. E. & D. U. Hernández-Becerril. 1998. 6 Fitoplancton. El Golfo de Tehuantepec: el ecosistema y sus recursos. In: Tapia García, M. Universidad Autónoma Metropolitana - Iztapalapa. México, D.F., México. pp. 59-74.

Meave-del Castillo, M. E., C. A. Aké, M. E. Zamudio y M. S. Guerra. 2001. Registro de Diatomeas Planctónicas de las Costas del Estado de Nayarit, México (julio, 1999). Scientiae Naturae 3(2): 5-23.

Meave-del Castillo, M. E., M. E. Zamudio-Resendiz, J. A. Aké Castillo, S. Guerra-Martínez y I. F. Barbosa Ledesma. 2003a. Biodiversidad de Diatomeas (Bacillariophyta) en la Columna de Agua del Pacífico Mexicano. In: Barreiro, T., M. E. Meave del Castillo, G. Figueroa-Torres y M. Signoret (eds.). Planctología Mexicana. Sociedad Mexicana de Planctología, A.C. México, D.F., México. pp. 43-84.

Meave-del Castillo, M. E., M. E. Zamudio-Resendiz, Y. B. Okolodkov & I. H. Salgado Ugarte. 2003b. *Ceratium balechii* sp. nov. (Dinophyceae: Gonyaulacales) from the Mexican Pacific. Hidrobiológica 13(1):75-91.

Meave-del Castillo, M. E., M. E. Zamudio-Resendiz & L. F. Fernández. 2008. *Fryxelliella sepulvedana* sp. nov. (Triceratiaceae: Bacillariophyta) a rare species from the Mexican Pacific coasts. Iheringia, Ser. Bot. 63(1): 177-185.

Mendes-Lopes, R. & M. Silveira. 1994. Symbiosis between a pelagic flatworm and a dinoflagellate from a tropical area: structural observations. Hydrobiologia 287: 277-284.

Moestrup, O. & H. Thompsen. 2004. Taxonomy of toxic Haptophytes (Primmnesiophytes). In: Hallegraeff, G. M., D. M. Anderson, A. D. Cembella (eds.). Manual on Harmful Marine Microalgae. 2a. ed. United Nations Educational Scientific and Cultural Organization Publishing. París, Francia. pp. 433-464.

Moreno, J. L., S. Licea y H. Santoyo. 1996. Diatomeas del Golfo de California. Universidad Autónoma de Baja California Sur. Secretaria de Educación Pública, Fondo

para Modernización de la Educación Superior, Programa Interdisciplinario e Interinstitucional Mar de Cortés. México, D.F., México. 273 pp.

Moreno-Gutiérrez, S. P. 2008. Estudio morfológico y taxonómico de diatomeas planctónicas del género *Pseudonitzschia* Peragallo (Bacillariophyceae) en el Golfo de Tehuantepec, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores-Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 61 pp.

Morquecho, L. & C. H. Lechuga-Devéze. 2004. Seasonal occurrence of planktonic dinoflagellates and cyst production in relationship to enviromental variables in subtropical Bahía Concepción, Gulf of California. Bot. Mar. 47: 313-322.

Murphy, J. & P. Riley. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. Anal. Chem. Acta 27: 31-36.

Nava-Cuevas, L. E. 2008. Análisis comparativo de doce años (1995-2006) de las actividades de protección y conservación de la tortuga marina, especie Golfina (*Lepidochelys olivacea*), en los campamentos tortugueros de Santa Cruz de Mitla, municipio de Coyuca de Benítez y playa Boca Chica, municipio de Tecpan de Galeana, estado de Guerrero, México. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Guerrero, Unidad Académica de Ecología Marina. Acapulco, Guerrero, México. 87 pp.

Okolodkov, Y. B. & I. Gárate-Lizárraga. 2006. An annotated checklist of Dinoflagellates (Dinophyceae) from the Mexican Pacific. Acta Bot. Mex. 74: 1-154.

Orellana, E., E. Martínez, L. Muñoz, P. López, E. Cabrera & C. Ramírez. 1998. Toxicity associated with blooms of *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* in southwestern Mexico. In: Reguera, B., J. Blanco, M. Fernández & T. Wyatt (eds.). Harmful algae. Harmful algae. Comisión Oceanográfica Intergubernamental, United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization. París, Francia. pp. 60.

Osorio-Tafall, B. F. 1942. Notas sobre algunos dinoflagelados planctónicos marinos de México, con descripción de nuevas especies. An. Esc. Nac. Cienc. Biol. 2: 435-450.

Pacheco-Sandoval, P. 1991. Pacífico tropical mexicano, Cabo corrientes a la frontera con Guatemala. Oceanografía Física. In: de la Lanza Espino, G. (Comp.). Oceanografía de mares mexicanos. AGT Editor. México, D.F., México. pp. 151-175.

Palmer, M. W. 1990. The estimation of species richness by extrapolation. Ecology 71(3): 1195-1198.

Parsons, T., C. Maita & C. Lally. 1984. A manual of Chemical and Biological Methods of Seawater Analysis. Pargamon Press. Oxford, UK. 173 pp.

Porter, S. D. 2008. Algal Attributes: an autecological classification of algal taxa collected by the National Water-Quality Assessment Program. U.S. Geological Survey Data Series 329. Virginia, USA. http://pubs.usgs.gov/ds/ds329

Prézelin, B. 1987. Photosynthetic physiology of dinoflagellates. In: Taylor, F. J. R. (ed.). The biology of Dinoflagellates. Blackwell Scientific Publications. Oxford, UK. pp. 174-223.

Priego-Martínez, B. C. 1985. Contribución al conocimiento de la composición fitoplanctónica del Estero de Urías y la Bahía de Mazatlán, Sinaloa. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Naturales y Agropecuarias, Universidad Autónoma de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco, México. 85 pp.

Quijano-Scheggia, S., A. Olivos-Ortiz, J. H. Gaviño-Rodríguez, F. Castro-Ochoa, M. Rivera-Vilarelle, M. Galicia-Pérez & M. Patiño-Barragán. 2011. First report of *Pseudo-nitzschia brasiliana* and *P. micropora* (Bacillariophyceae) found in Coyutlan lagoon, Mexico. Rev. Biol. Mar. Ocenogr. 46(2): 189-197.

Ramírez, S. J. M. 1987. Turismo y medio ambiente: El caso de Acapulco. Estudios Demográficos y Urbanos 2: 479-512.

Ramírez-Camarena, C., A. Martínez-García, N. Juárez-Ruiz, R. Rojas-Crisóstomo y H. Ramírez-García. 2004. Impactos de *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* durante el florecimiento algal nocivo 2001-2002, en la costa suroeste de México. Abstracts, XIII Reunión Nacional de la Sociedad Mexicana de Planctonología, A.C. VI International Meeting of Planktonology, abril 25-28. Nuevo Vallarta, Nayarit, México. p. 62.

Ramírez-Rosas, S. 2004. Evaluación de la diversidad y abundancia de los copépodos pelágicos en la Bahía de Acapulco Gro, México. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Guerrero, Unidad Académica de Ecología Marina. Acapulco, Guerrero, México. 43 pp.

Reguera, B. 2002. Establecimiento de un programa de seguimiento de microalgas toxicas. In: Sar, E. A., M. E. Ferrario & B. Reguera (eds.). Floraciones algales nocivas en el cono Sur Americano. Instituto Español de Oceanografía. Vigo, España. pp. 21-54.

Rendón-Gómez, A. 1995. Contribución al conocimiento de la Biología Pesquera poblacional de Huachinango (*Lutjanus peru*), en la Bahía de Acapulco, Gro., México. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Guerrero, Escuela Superior de Ecología Marina. Acapulco, Guerrero, México. 47 pp.

Reynolds, C. S. 1997. Vegetation Processes in the Pelagic: A Model for Ecosystem Theory. Ecology Institute. Oldendorf/Luhe, Alemania. 371 pp.

Rojas-Herrera, A. A., J. Violante-González, S. García-Ibáñez, V. M. G. Sevilla-torres, J. S. Gil-Guerrero & P. Flores-Rodríguez. 2012. Temporal variation in the phytoplankton community of Acapulco Bay, Mexico. Microbiol. Res. 3(e4): 13-19.

Rojas-Trejo, S. 1984. Ciclo anual del fitoplancton de la Bahía de Mazatlán, Sinaloa, México (1980). 1-45. Tesis de licenciatura. Escuela de Biología, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Morelos, México. 20 pp.

Round, F. E., R. M. Crawford & D. G. Mann. 1990. The Diatoms. Biology and morphology of the genera. Cambridge University Press. Cambridge, EUA. 747 pp.

Salcedo-Oropeza, D. L. 2011. Análisis taxonómico y aspectos ecológicos de los Silidos (Annelida, Polychaeta, Syllidae) asociados a sustratos blandos del oeste de la Bahía de Acapulco, Guerrero. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 108 pp.

Schwartz, M. C. 1942. Photometric determination of silica in the presence of phosphates. Ind. Eng. Chem. An. Ed. 14: 893-895.

Simonsen, R. 1974. The diatom plankton of the Indian Ocean Expedition of RV “Meteor” 1964-1965. Meteor Forschungsergebnisse Reihe D, 19: 14, pls. 10-11.

Solórzano, L. 1969. Determination of ammonia in natural water by phenol-hypochlorite method. Limnol. Oceanog. 14: 799-801.

Steidinger, K. & K. Tangen. 1997. Dinoflagellates. In: Tomas, C. R. (ed.). Identifying marine phytoplankton. Acad. Press, Inc. San Diego, USA. pp. 387-584.

Sterrenburg, F. A. S., M. E. Meave-del Castillo & M. A. Tiffany. 2003. Studies on the Genera *Gyrosigma* and *Pleurosigma* (Bacillariophyceae): *Pleurosigma* species in the plankton from the Pacific coast of México, with the description of *P. gracilitatis* sp. nov. Crypto. Algol. 24(4): 291-306.

Strickland, J. & T. Parsons, 1972. A practical handbook of seawater analysis. Fisheries Research Board of Canada. Ottawa, Canadá. 310 pp.

Tamayo, J. L. 1970. Geografia Moderna de México. Ed. Trillas. México, D.F., México. 390 pp.

Taylor, D. L. 1971. On the symbiosis between *Amphidinium klebseii* (Dinophyceae) and *Amphiscolops langerhansi* (Tubellaria:Acoela). J. Mar. Biol. Ass. U.K. 51: 301-313.

Taylor, F. J. R. 1976. Dinoflagellates from the International Indian Ocean Expedition. A report on material collected by the R. V. "Anton Bruun" 1963-1964. Biblioth. Bot. 132: 1-234.

Taylor, F. J. R. 1982. Symbioses in marine microplankton. Ann. Inst. Océanogr., Paris 8: 61-90.

Taylor, F. J. R., Y. Fukuyo, J. Larsen & G. M. Hallegraeff. 2004. Taxonomy of Harmful Dinoflagellates. In: Hallegraeff, G. M., D. M. Anderson, A. D. Cembella (eds.). Manual on Harmful Marine Microalgae. 2a. ed. United Nations Educational Scientific and Cultural Organization Publishing. París, Francia. pp. 389-432.

Tett, P. & E. D. Barton. 1995. Why are there about 5000 species of phytoplankyton in the sea?. J. Plank. Res. 17: 1693-1704.

Throndsen, J. 1978. Preservation and storage. In: Sournia, A. (ed.). Phytoplankton Manual United Nations Educational Scientific and Cultural Organization. París, Francia. pp. 69-74.

Throndsen, J. 1997. The planktonic Marine Flagellates. In: Tomas, C. R. (ed.). Identifying marine phytoplankton. Acad. Press, Inc. California, USA. pp. 591-729.

Transviña, C. A. 2002. La circulación costera del Pacífico tropical oriental, con énfasis en la Alberca Cálida mexicana. Colección Dialogo entre pares, Consejo Nacional de Acreditación. Bogotá, Colombia. 20 pp. bcs.cicese.mx/trasvi/Biblio/12COLOMBIA2002publicado.pdf

Wolowski, K. & F. Hindák. 2005. Atlas of Euglenophyta. VEDA Publishing House of the Slovak Academy of Science. Batislava, Slovakia. 136 pp.

Whittaker, R. H. 1959. On the Broad Classification of Organisms. Q. Rev. Biol. 34(3): 210-226.

Zingone, A., M. J. Chrétiennot-Dinet, M. Lange & L. Medlin. 1999. Morphological and genetic characterization of *Pheocystis cordata* and *P. jahnii* (Prymnesiophyceae), two new species from the Mediterranean Sea. J. Phycol. 35: 1322-1337.

Recibido en marzo de 2012.

Aceptado en junio de 2012.

APÉNDICE 1

Relación de los 641 taxa de microalgas registradas en la columna de agua de Bahía de Acapulco y zona costera aledaña (por división y dentro de cada una de ellas en orden alfabético). Sobre el nombre con un (*) se indica la potencialidad de nocividad y con (**) la potencialidad de toxicidad. Se presenta: Tipo de muestreo (**M**): R = Red, B = Botella, V = Viva. Frecuencia de aparición (**Frec.**). Tipo de nutrición (**N**): F = Fotosintética, H = Heterótrofa, M = Mixótrofa. Forma de vida (**H**): T = Ticoplanctónico, P = Planctónico. Nivel de organización (**NO**): 1 = Unicelular móvil o flagelada, 2 = Unicelular no flagelada, 3 = Colonia-cenobio, 4 = Filamento-cadena. Distribución global: Tr = tropical, Sbt = subtropical, Tm = en aguas templadas, Fr = en aguas frías. Afinidad: Slb = salobre, Ner = Nerítico, Oc = Oceánico), y valores máximos y mínimos de abundancia (céls. L-1) para cada taxon. Los taxa infraespecíficos del género *Ceratium* no han sido transferidos formalmente al género *Neoceratium*, por esa razón en el listado para esos taxa el género se nombra de la siguiente manera: *Neoceratium* (*Ceratium*).

Taxa	M	Frec.	N	H	NO	Distribución Global	Abundancia céls. L^{-1}	
							Mín.	Máx.
División Bacillariophyta								
Achnanthes brevipes Agardh	R,B	4.2	F	T	2	Tr, Ner	38	7660
A. longipes Agardh	B	0.3	F	P	2	Tr, Tm, Ner		10
A. sp.	B	3.0	F	T	2	Ner	89	5061
Actinocyclus octonarius Ehrenberg var. *octonarius*	R,B	33.6	F	P	2	Ner, Oc	25	3220
A. octonarius var. *ralfsii* (W. Smith) Hustedt	R	1.5	F	P	2	Ner		
A. octonarius var. *tenellus* (Brébisson) ex Villareal et Fryxell	R,B	1.8	F	P	2	Ner	16	36
A. subtilis (Gregory) Ralfs	R	1.8	F	P	2	Ner		
Actinoptychus campanulifer A. Schmidt	R,B	1.8	F	T	2	Tr, Ner	38	88
A. minutus Greville	R	0.3	F	T	2	Sbt, Ner		
A. parvus A. Mann	B	0.3	F	T	2	Sbt, Ner		34
A. senarius (Ehrenberg) Ehrenberg	R,B	8.8	F	P	2	Tr, Tm, Ner, Oc		1069
A. splendens (Shadbold) Ralfs	R	1.2	F	P,T	2	Tr, Tm, Ner, Oc		
A. vulgaris Schumann	R	0.3	F	T	2	Sbt, Tm, Ner		
Alveus marinus (Grunow) Kaczmarska et Fryxell	R	0.3	F	P	2	Sbt, Ner		

Apéndice 1. Continuación.

Taxa	M	Frec.	N	H	NO	Distribución Global	Abundancia céls. L^{-1} Mín.	Máx.
Amphora arenaria Donkin	R,B	8.8	F	T	2	Tr, Tm, Ner	36	8051
A. decusata Grunow	R	1.2	F	T	2	Tr, Oc		
A. ovalis (Kützing) Kützing	B	0.9	F	T	2	Tr, Ner	10	2323
A. proteus Gregory	B	3.9	F	T	2	Tr, Tm, Ner	25	2195
A. veneta Kützing	B	0.3	F	T	2	Sbt, Ner		352
A. cf. *egregia* Ehrenberg	R	3.9	F	T	2	Tr, Ner		
Asterionellopsis glacialis (Castracane) Round	R,B	16.7	F	P	4	Fr, Tm, Ner	193	44278
Asteromphalus elegans Greville	B	1.2	F	T	2	Tr, Ner, Oc	35	53
A. flabellatus (Brébisson) Greville	B	0.9	F	T	2	Tr, Sbt, Ner, Oc	32	49
A. heptactis (Brébisson) Ralfs	R,B	14.2	F	P	2	Tr, Tm, Ner	13	3809
A. petterssonii (Kolbe) Thorrington-Smith	B	2.4	F	P	2	Tr, Sbt	20	1960
A. robustus Castracane	B	3.6	F	T	2	Tr, Sbt	25	121
A. vanheurckii A. Mann	B	0.6	F	P	2	Tr, Sbt, Ner	35	52
Aulacoseira granulata (Ehrenberg) Simonsen	R	0.3	F	P,T	2	Slb		
Azpeitia nodulifera (A. Schmidt) Fryxell et Sims	R,B	15.5	F	T	2	Tr, Ner	24	2829
Bacillaria paxillifer (Müller) Hendey	R	0.9	F	P	4	Ner?		
Bacteriastrum comosum Pavillard	R	0.3	F	P	4	Tr, Ner		
B. delicatulum Cleve	R,B	20.3	F	P	4	Tr, Tm, Ner, Oc	53	51635
B. elongatum Cleve	B	2.4	F	P	4	Tr, Tm, Oc	160	4268
B. furcatum Shadbold	R,B	10.3	F	P	4	Tr, Tm, Oc	42	31017
B. hyalinum Lauder	R,B	14.6	F	P	4	Tr, Tm, Ner, Oc	43	10670
Bellerochea horologicalis von Stosch	R,B	1.8	F	P	4	Tm, Ner	200	543
B. malleus (Brightwell) van Heurck emend. von Stosch	B	2.7	F	P	4	Tr, Tm, Oc	288	2517
Biddulphia alternas (Bailey) van Heurck	R,B	2.4	F	P	2	Tr, Sbt, Ner, Oc	34	2647
B. biddulphiana (J.E. Smith) Boyer	R,B	3.9	F	T	2	Tr, Tm, Ner	21	721
B. tridens (Ehrenberg) Ehrenberg	R,B	3.0	F	P	4	Tr, Tm, Ner	34	2647
Campylodiscus decorus H. Peragallo	R	0.3	F	T	2	Tr, Ner		
Campylosira sp.	B	0.3	F	T	2	Tr, Ner		7001
Cerataulina pelagica (Cleve) Hendey*	R,B	46.6	F	P	4	Tr, Oc	10	21712
Cerataulus californianus A. Schmidt	R	0.6	F	T	2	Sbt, Ner		
Chaetoceros aequatorialis Cleve	R	0.3	F	P	4	Tr, Oc		

Apéndice 1. Continuación.

Taxa	M	Frec.	N	H	NO	Distribución Global	Abundancia céls. L^{-1} Mín.	Máx.
C. affinis Lauder var. *affinis*	R,B	46.4	F	P	4	Ner, Oc	16	30671
C. affinis var. *circinalis* (Meunier) Hustedt	R	0.3	F	P	4	Ner		
C. affinis var. *willei* (Gran) Hustedt	R,B	3.3	F	P	4	Ner	323	9042
C. anastomosans Grunow	B	0.9	F	P	4	Tr, Oc	9469	14661
C. atlanticus Cleve var. *atlanticus*	R,B	2.1	F	P	4	Ner, Oc	160	2243
C. atlanticus var. *neapolitanus* (Schröder) Hustedt	R	0.3	F	P	4	Sbt, Tm, Ner		
C. atlanticus var. *skeleton* (Schütt) Hustedt	R	0.9	F	P	4	Tr, Tm		
C. borealis Bailey	R	0.3	F	P	4	Tm, Fr, Ner?		
C. brevis Schütt	R,B	25.8	F	P	4	Tr, Tm, Ner, Oc	911	103109
C. coarctatus Lauder	R,B	26.4	F	P	4	Tr, Oc	25	38893
C. compressus Lauder	R,B	13.0	F	P	4	Tr, Tm	108	59804
C. convolutus Castracane*	R	0.9	F	P	4	Ner, Oc		
C. curvisetus Castracane*	R,B	90.6	F	P	4	Ner, Oc	30	660725
C. dadayi Pavillard	R,B	1.2	F	P	4	Tr, Oc	60	356
C. danicus Cleve	R,B	10.6	F	P	4	Ner, Oc	20	6984
C. debilis Cleve*	R,B	5.2	F	P	4	Ner, Oc	50	17783
C. decipiens Cleve	R,B	52.7	F	P	4	Ner, Oc	30	82347
C. densus (Cleve) Cleve	R	1.2	F	P	4	Ner, Oc		
C. dichaeta Ehrenberg	B	2.7	F	P	4	Tm, Tr, Oc	96	8389
C. didymus Ehrenberg var. *didymus*	R,B	25.2	F	P	4	Tr, Sbt, Ner, Oc	40	22397
C. didymus var. *anglicus* (Grunow) Gran	R,B	0.9	F	P	4	Tr, Ner	502	739
C. difficilis Cleve	R	1.5	F	P	4	Tr, Sbt, Oc		
C. diversus Cleve	R,B	25.5	F	P	4	Tr, Oc	100	37771
C. eibenii Grunow	R,B	6.0	F	P	4	Tr, Tm, Oc	86	13695
C. laciniosus Schütt	R,B	52.7	F	P	4	Tr, Tm, Ner, Oc	40	276449
C. lauderi Ralfs	R,B	0.9	F	P	4	Tr, Tm, Ner, Oc	361	20630
C. lorenzianus Grunow	R,B	24.6	F	P	4	Tr, Ner, Oc	60	91354
C. messanensis Castracane	R,B	10.0	F	P	4	Tr, Oc	40	35747
C. mitra (Bailey) Cleve	R	0.6	F	P	4	Tm, Oc		
C. pendulus Karsten	R,B	1.2	F	P	2	Tr, Sbt, Oc	20	58
C. perpusillus Cleve	R,B	18.8	F	P	4	Sbt, Tm, Oc	132	107350
C. peruvianus Brightwell	R,B	55.2	F	P	2	Tr, Tm, Ner, Oc	20	9919
C. protuberans Lauder	R	2.4	F	P	4	Tr, Ner		
C. pseudoaurivilli Ikari	R	2.4	F	P	4	Tr, Ner		

Apéndice 1. Continuación.

Taxa	M	Frec.	N	H	NO	Distribución Global	Abundancia céls. L^{-1} Mín.	Máx.
C. pseudocurvisetus Manguin	R	0.3	F	P	4	Tr, Oc		
C. radicans Schütt	R,B	18.8	F	P	4	Ner, Oc	715	266675
C. rostratus Lauder	R	1.5	F	P	4	Tr, Oc		
C. simplex Ostenfeld	B	9.4	F	P	2	Tm	89	5061
C. socialis Lauder*	R,B	21.8	F	P	4	Ner, Oc	467	60473
C. tenuissimus Meunier	B	1.2	F	P	4	Tm	193	12803
C. teres Cleve	R,B	4.2	F	P	4	Tr, Tm, Ner, Oc	285	31275
C. tetrastichon Cleve	R,B	0.6	F	P	4	Tr, Oc	203	155771
C. tortissimus Gran	R,B	13.9	F	P	4	Ner, Oc	1073	364678
C. wighamii Brightwell*	R,B	1.5	F	P	4	Tr, Oc, Slb,	89	12590
C. sp. 1	B	20.3	F	P	3	Tr, Ner,	200	559200
C. sp. 2	B	13.9	F	P	2	Tr, Ner,	40	156885
*C.*sp. 3	R	2.7	F	P	4	Tr, Sbt,	178	3500
Climacodium frauenfeldianum Grunow	R,B	18.5	F	P	4	Tr, Oc	43	7989
Climacosphenia moniligera Ehrenberg	R	0.3	F	P	2	Tr, Ner, Oc		
Cocconeis convexa Giffen	B	0.3	F	T	2	Sbt, Ner	10	533
C. distans Gregory	R	3.3	F	T	2	Tr, Sbt, Ner		
C. molesta var. *crucifera* Grunow	B	0.3	F	T	2	Tr, Ner		10
C. placentula Ehrenberg	B	0.3	F	T	2	Tr, Ner		86
C. scutellum Ehrenberg	R,B	2.1	F	T	2	Tr, Tm, Slb	27	3066
C. sp.	B	3.3	F	T	2	Tr, Ner	58	215
Corethron hystrix Hensen	B	12.1	F	P	2	Ner, Oc	20	7619
Coscinodiscus asteromphalus Ehrenberg	R	3.0	F	T	2	Tr, Sbt, Ner		
C. centralis Ehrenberg*	R,B	7.3	F	P	2	Sbt, Tm, Ner, Oc	29	739
C. concinnus W. Smith*	R,B	3.3	F	P	2	Tr, Sbt, Ner, Oc	27	82
C. gigas Ehrenberg	R,B	6.7	F	P,T	2	Tr, Sbt	25	125
C. granii Gough	R,B	35.8	F	P	2	Sbt, Tm, Ner, Oc	10	1704
C. radiatus Gough	R,B	46.0	F	P	2	Tr, Sbt, Ner, Oc	10	4102
C. wailesii Gran et Angst*	R	0.6	F	P	2	Tr, Tm, Oc		
C. sp.	B	12.1	F	P	2	Tr, Ner	20	1960
Cyclotella littoralis Lange et Syvertsen	B	0.3	F	P	2	Tm, HNyS, Ner, Oc		84
C. stylorum Brightwell	B	0.3	F	P	2	Tr, Tm, HS, Ner		251
Cylindrotheca closterium (Ehrenberg) Reiman et Lewin*	R,B	82.4	F	T	2	Ner, Oc	80	61282
Cymatonitzschia sp.	B	0.3	F	T	2	Tm, Tr		20

Apéndice 1. Continuación.

Taxa	M	Frec.	N	H	NO	Distribución Global	Abundancia céls. L^{-1} Mín.	Máx.
Cymatosira lorenziana Grunow	R,B	1.5	F	P	4	Tr, Tm, Ner, Oc	20	1854
Dactyliosolen fragilissimus (Bergon) Hasle	R,B	59.7	F	P	4	Ner, Oc	80	72351
D. phuketensis (Sundström) Hasle	R,B	47.9	F	P	4	Tr, Tm	40	100593
Delphineis surirella var. *australis* (Petit) Tsarenko	B	16.4	F	P	2	Sbt, Tm, Ner	20	21728
D. minutissima (Hustedt) Simonsen	B	0.3	F	T	2	Tr, Tm, Ner		158
Detonula pumila (Castracane) Gran	R,B	30.6	F	P	4	Tr, Tm, Ner	54	35291
Diploneis campylodiscus (Grunow) Cleve	B	0.3	F	T	2	Tm, Tr, Ner		13
D. cf. *chersonensis* (Grunow) Cleve	R	0.3	F	T	2	Ner, polihalina		1041
D. crabro (Ehrenberg) Ehrenberg	R	0.3	F	T	2	Ner		47
D. gemmata Ehrenberg	R	0.3	F	T	2	Tr, Ner		
D. weissflogii (A. Schmidt) Cleve	B	0.9	F	T,P	2	Tr, Sbt, Ner, Oc	20	1295
D. cf. smithii (Brébisson) Cleve	B	0.3	F	T	2	Tr, Ner		246
D. sp.	B	0.3	F	T	2	Tr, Ner		15
Ditylum brightwellii (West) Grunow*	R	53.3	F	P	2	Ner, Oc	13	11112
Entomoneis alata (West) Grunow	B	0.3	F	P	2	Slb, Oc		2197
E. gigantea (Grunow) Nizamuddin	B	0.3	F	P	2	Slb, Oc		25
Eucampia cornuta (Cleve) Grunow	R,B	38.2	F	P	4	Tr, Oc	20	117638
E. zodiacus Ehrenberg	R,B	3.3	F	P	4	Tr, Tm, Oc	51	320
Eupodiscus radiatus Bailey	R	0.3	F	P	2	Sbt, Tm, Ner, Oc		
Fragilaria sp.	B	3.0	F	T	4	Tm, Tr, Ner	41	4738
Fragilariopsis doliolus (Wallich) Medlin et Sims	R,B	7.3	F	P	4	Tr, Ner	40	3013
Gossleriella tropica Schütt	R	0.3	F	P	2	Tr, Oc, Umb		
Grammatophora angulosa Ehrenberg	R,B	0.9	F	T	4	Tr, Ner	242	557
G. marina (Lyngbye) Kützing	B	0.6	F	T	4	Sbt, Tm, Ner	20	60
Guinardia cylindrus (Cleve) Hasle	R,B	3.3	F	P	4	Tr, Ner, Oc	13	221
G. delicatula (Cleve) Hasle	B	42.7	F	P	4	Tm, Tr, Ner, Oc	58	100593
G. flaccida (Castracane) H. Peragallo	R,B	34.9	F	P	4	Tr, Tm, Ner, Oc	10	22824
G. striata (Stolterfoth) Hasle	R,B	67.6	F	P	4	Tr, Ner, Oc	46	127102
Gyrosigma balticum (Ehrenberg) Rabenhorst	R,B	8.5	F	P,T	2	Tr, Ner, Oc	20	653
G. sp.	R	3.3	F	P	2	Tr, Ner	23	80
Hantzschia sp.	B	0.3	F	P	2	Tr, Ner		89
Haslea frauenfeldii (Grunow) Simonsen	B	14.6	F	P	2	Tr, Oc	16	6856

Apéndice 1. Continuación.

Taxa	M	Frec.	N	H	NO	Distribución Global	Abundancia céls. L^{-1} Mín.	Máx.
H. gigantea (Hustedt) Simonsen	R,B	2.4	F	P	2	Tr, Oc	49	2599
H. wawrikae (Hustedt) Simonsen	R,B	31.2	F	P	2	Tr, Oc	25	4479
H. sp.	B	6.4	F	P	2	Tr, Ner	32	2194
Helicotheca tamesis (Shrubsole) Ricard	R,B	54.9	F	P	4	Tr, Tm, Oc	10	12584
Hemiaulus hauckii Grunow et Van Heurck	R,B	51.8	F	P	4	Tr, Tm, Ner, Oc	20	55994
H. membranaceus Cleve	R,B	28.8	F	P	4	Tr, Ner, Oc	48	19396
H. sinensis Greville	R,B	6.7	F	P	4	Tr, Tm, Ner, Oc	100	464
Hemidiscus cuneiformis Wallich	R,B	2.7	F	P	2	Tr, Ner	18	56
H. orbicularis (Castracane) Kuntze	R,B	0.9	F	P	2	Tr, Tm	15	35
H. ventricosus (Castracane) Mann	R	0.9	F	P	2	Sbt, Ner		
Isthmia nervosa Kützing	R	0.3	F	T	2	Sbt, Tm, Ner		
Lauderia annulata Cleve	R,B	10.6	F	P	2	Tr, Tm, Ner, Oc	20	2691
Leptocylindrus danicus Cleve	R,B	83.6	F	P	4	Cos, no Ant., Ner, Oc	160	145492
L. mediterraneus (H. Peragallo) Hasle (consorcio *Solenicola setigera–L. mediterraneus*)	R,B	21.2	F	P	4	Ner, Oc	20	6984
L. minimus Gran*	R,B	38.2	F	P	4	Cos, no Ant., Ner, Oc	20	287439
Licmophora abbreviata Agardh	B	0.3	F	T	2	Sbt, Tm, Ner		24
L. flabellata (Greville) Agardh	R,B	4.2	F	T	2	Sbt, Ner	29	2760
L. sp. 1	B	0.3	F	T	2	Ner		82
L. sp. 2	B	0.9	F	T	2	Ner	10	154
Lioloma elongatum (Grunow) Hasle	R,B	48.2	F	T,P	2	Tr, Ner, Oc	10	8132
L. pacificum (Cupp) Hasle	R,B	29.4	F	P	2	Tr, Tm	25	14547
Lithodesmium undulatum Ehrenberg	R,B	30.0	F	T,P	4	Tr, Tm, Ner, Oc	10	5032
Lyrella clavata (Gregory) D.G. Mann	B	0.6	F	P	2	Tr, Tm, Ner	27	49
L. hennedyii (W. Smith) Stickle et D.G. Mann	B	0.3	F	T,P	2	Tr, Tm, Ner		16
L. lyra (Ehrenberg) Karajeva	B	0.9	F	P	2	Tr, Tm, Ner	39	549
L. sp.	B	0.3	F	T	2	Tr, Ner		17
Mastogloia binotata (Grunow) Cleve	B	0.6	F	T	2	Tr, Tm	82	979
M. rostrata (Wallich) Hustedt	B	0.3	F	P	2	Tr, Sbt, Oc		66
Melosira numuloides Agardh	B	1.8	F	P	4	Ner, Oc	117	3920
Meuniera membranacea (Cleve) Silva	R	16.7	F	P	4	Tm, Ner, Oc	56	26062

Apéndice 1. Continuación.

Taxa	M	Frec.	N	H	NO	Distribución Global	Abundancia céls. L^{-1} Mín.	Máx.
Navicula pennata A. Schmidt	B	0.3	F	P	2	Tr, Tm		445
N. sp. 1	B	19.7	F	P	2	Tr, Ner	10	4102
N. sp. 2	B	8.8	F	T	2	Tr, Ner	20	2516
N. sp. 3	B	2.4	F	T	2	Tr, Ner	20	4979
Neocalyptrella robusta (Norman) Hernández-Becerril et Meave	R,B	9.1	F	P	2	Tr, Ner, Oc	20	557
Nitzschia bicapitata Cleve	R	9.4	F	P	2	Tr, Tm, Oc	40	4025
N. bifurcata Kaczmarska et Licea	B	4.2	F	P	2	Tr, Tm, Oc	40	1405
N. gandersheimiensis Krasske	B	3.3	F	P	2	Tr, Sbt, Slb	320	5556
N. longissima (Brébisson) Grunow	R,B	19.7	F	T	2	Ner, Oc	10	2506
N. pacifica Cupp	R	0.3	F	P	2	Tr, Tm, Oc,		
N. sicula (Castracane) Hustedt	R,B	5.5	F	T	2	Tr, Ner	20	3809
N. sigma (Kützing) W. Smith	R,B	3.64	F	T	2	Tr, Sbt, Slb	10	2506
N. sigmoidea (Nitzsch) W. Smith	B	2.4	F	T	2	Tr, Ner	20	5882
N. socialis Gregory	R	0.3	F	T	2	Tr, Ner, Oc		
N. sp.	B	36.9	F	P	2	Tr, Ner	49	61172
Odontella aurita (Lyngbye) Agardh	R,B	20.0	F	T	2	Tr, Tm, Ner, Oc	20	7388
O. longicruris (Greville) Hoban	R,B	16.1	F	T	4	Tr, Tm, Ner	13	13335
O. mobiliensis (Bailey) Grunow	R,B	10.9	F	P	2	Tr, Ner, Oc	20	1162
O. sinensis (Greville) Grunow	R,B	0.9	F	P	4	Tr, Ner, Oc	48	1940
Paralia sulcata (Ehrenberg) Cleve	R,B	3.3	F	T	4	Tr, Tm, Ner, Oc	120	16035
Petroneis sp.	B	0.3	F	T	2	Tr, Tm, Ner		380
Pinnularia sp.	B	1.2	F	T	2	Tr, Ner	27	163
Plagiogramma tessellatum Greville	R,B	0.6	F	T	2	Tr, Sbt, Ner	56	178
Plagiotropis lepidoptera (Gregory) Kuntze	R,B	2.4	F	P,T	2	Tr, Ner, Oc	20	2965
Planktoniella muriformis (Loeblich, Wight et Darley) Round	R,B	4.2	F	P,T	3	Tr, Tm, Ner, Oc	42	208
P. sol (Wallich) Schütt	R,B	27.9	F	P	2	Tr, Tm, Ner, Oc	10	824
Pleurosigma angulatum (Queckett) W. Smith	R,B	7.3	F	P,T	2	Tr, Ner	178	215
P. diverse-striatum Meister	R,B	10.0	F	P	2	Tr, Tm, Ner	13	2138
P. formosum W. Smith	R	3.0	F	P,T	2	Sbt, Ner		
P. normanii Ralfs	R,B	2.1	F	P	2	Ner, Oc	45	65
P. rhombeum Grunow	R,B	7.3	F	P	2	Tr, Ner	19	246
P. sp. 1	R	1.2	F	P	2	Tr, Ner		
P. sp. 2	R	0.3	F	P	2	Tr, Ner		
Podocystis adriatica (Kützing) Ralfs	R	0.3	F	T	2	Ner		

Apéndice 1. Continuación.

Taxa	M	Frec.	N	H	NO	Distribución Global	Abundancia céls. L^{-1} Mín.	Máx.
Proboscia alata (Brightwell) Sundström	R,B	56.4	F	P	4	Sbt, Tm, Ner, Oc	10	7388
P. alata f. *gracillima* (Cleve) Licea et Moreno	R,B	8.2	F	P	2	Sbt, Tm, Ner	86	7989
P. indica (H. Peragallo) Hernández-Becerril	R,B	10.3	F	P	2	Tr, Sbt	48	15497
P. cf. *eumorpha* Takahashi, Jordan et Priddle	B	0.3	F	P	2	Tr, Oc		150
Psammodictyon constrictum (Gregory) D.G. Mann	B	1.5	F	P	2	Tr, Sbt, Oc	46	456
P. panduriforme (Gregory) D.G. Mann	B	0.3	F	PT	2	Tr, Ner, Oc		1265
Pseudoguinardia recta von Stosch	R,B	31.5	F	P	4	Tr, Ner, Oc	40	9145
Pseudo-nitzschia delicatissima (Cleve) Heiden**	R,B	12.1	F	P	4	Tm, Tr, Ner, Oc	258	133909
P. pseudodelicatissima (Hasle) Hasle**	R,B	51.5	F	P	4	Ner, Oc	283	306411
P. pungens (Grunow *ex* Cleve) Hasle var. *pungens**	R,B	48.2	F	P	4	Ner, Oc	55	160866
P. pungens var. *atlantica* (Grunow et Cleve) Hasle	R,B	8.8	F	P	4	Ner	653	10452
P. cf. *seriata* (Cleve) H. Peragallo**	R,B	7.88	F	P	4	Ner, Oc	327	56904
P. subfraudulenta (Hasle) Hasle	R,B	48.2	F	P	4	Tr, Tm, Ner	36	55831
P. sp.	B	41.9	F	P	4	Tr, Ner	89	15436
Pseudosolenia calcar-avis (Schultze) Sundström	R,B	20.3	F	P	2	Sbt, Tm, Ner, Oc	16	5031
Rhizosolenia acuminata (H. Peragallo) Cleve	R,B	10.3	F	P	2	Tr, Ner, Oc	10	89
R. bergonii H. Peragallo	R,B	13.3	F	P	2	Tr, Oc	20	511
R. castracanei H. Peragallo	R	1.8	F	P	2	Tr, Oc		
R. clevei Ostenfeld var. *clevei*	R,B	5.8	F	P	2	Tr, Oc	43	87
R. clevei var. *communis* Sundström	R,B	1.8	F	P	2	Sbt, Tm, Ner	18	119
R. crassa Schimper	R	0.3	F	P	2	Fr, HS, Oc	20	8493
R. hebetata J.W. Bailey	R,B	12.1	F	P	2	Tm, HN, Ner, Oc	20	2691
R. hyalina Ostenfeld	R,B	10.0	F	P	4	Tr, Ner, Oc	48	11112
R. imbricata Brightwell	R,B	38.2	F	P	4	Sbt, Tm, Ner, Oc	22	17562
R. pungens Cleve-Euler	R,B	62.5	F	P	2	Tr, Sbt, Oc	10	20790
R. setigera Brightwell	R,B	18.2	F	P	4	Sbt, Tm, Ner, Oc	40	14717

Apéndice 1. Continuación.

Taxa	M	Frec.	N	H	NO	Distribución Global	Abundancia céls. L^{-1} Mín.	Máx.
R. styliformis Brightwell	R,B	24.2	F	P	2	Tm, HN, Ner, Oc	160	28286
R. temperei H. Peragallo	R,B	5.5	F	P	2	Tm, Oc	41	2277
Rhopalodia gibberula (Ehrenberg) Müller	R,B	3.0	F	T	2	Ner, eurihalina	35	3271
Roperia tesselata (Roper) Grunow in van Heurck	B	2.4	F	P	2	Tr, Tm, Ner	22	2453
Skeletonema cf. *pseudocostatum* Medlin	R,B	36.7	F	P	4	Tm, Tr, Ner	20	85501
S. tropicum Cleve	R,B	13.3	F	P	4	Tr, Ner	48	142261
S. sp. 1	R,B	29.4	F	P	4	Tr, Ner	10	268110
S. sp. 2	B	0.3	F	P	4	Tr, Ner	10	6686
Spatangidium arachne Brébisson	R,B	1.2	F	P	2	Tr, Ner	32	1069
Stellarima stellaris (Roper) Hasle et Sims	B	7.9	F	P	2	Tr, Tm, Oc	43	2323
Stephanopyxis palmeriana (Greville) Grunow	R	1.2	F	P	4	Tm, Tr, Oc		
S. turris (Greville et Arnott) Ralfs	B	12.7	F	P	4	Tm, Tr	56	2347
Surirella fastuosa Ehrenberg var. *fastuosa*	R,B	12.4	F	T	2	Tr, Ner	20	549
S. fastuosa var. *recedens* (A. Schmidt) Cleve	R,B	5.8	F	T	2	Tr, Sbt	24	139
S. febigerii Lewis	R	1.5	F	P	2	Sbt, Ner		
Synedra ulna (Nitzsch) Ehrenberg	R,B	2.4	F	T	2	Sbt, Tm, Ner	27	453
S. sp. 1	B	0.6	F	P	2	Tr, Ner	29	352
Thalassionema bacillaris (Heiden) Kolbe	R,B	15.5	F	P	2	Tr, Ner	127	8791
T. frauenfeldii (Grunow) Tempère et H. Peragallo ex Hallegraeff	R,B	51.5	F	P	4	Tr, Tm, Ner, Oc	42	35390
T. nitzschioides (Grunow) Tempère et H. Peragallo ex Hallegraeff var. *nitzschioides*	R,B	67.6	F	P	4	Tm, Tr, Ner	10	66417
T. nitzschioides var. *capitulata* (Castracane) Moreno	R	0.6	F	P	4	Tm, Ner		
T. nitzschioides var. *claviformis* (Schrader) Moreno	R	0.3	F	P	4	Tr, Tm, Slb,?		
T. nitzschioides var. *parva* Heiden et Kolbe	R,B	1.2	F	P	4	Tr, Sbt	100	5216

Apéndice 1. Continuación.

Taxa	M	Frec.	N	H	NO	Distribución Global	Abundancia céls. L^{-1} Mín.	Máx.
Thalassiosira decipiens (Grunow) E. Jörgensen	B	2.1	F	P	2	Sbt, Tm, Ner, Oc	29	1704
T. eccentrica (Ehrenberg) Cleve	R,B	3.9	F	P	2	Tr, Tm, Ner, Oc	32	1417
T. hendeyi Hasle et Fryxell	R	1.5	F	P	2	Tr, Oc		
T. leptopus (Grunow) Hasle et Fryxell	R,B	6.0	F	T	2	Tr, Sbt, Ner	54	2347
T. minuscula Krasske*	B	4.8	F	P	2	Sbt, Tm, Ner, Oc	43	14250
T. oestrupii (Ostenfeld) Hasle	R	0.3	F	T	2	Tr, Tm, Ner		
T. rotula Meunier*	B	10.9	F	P	4	Sbt, Tm, Ner	27	8453
T. simonsenii Hasle et Fryxell	R	1.5	F	T	2	Sbt, Ner		
T. subtilis (Ostenfeld) Gran*	B	2.4	F	P	2	Tr, Tm, Ner, Oc	31	1041
T. sp. 1	B	4.8	F	P	2	Tr, Ner	27	8453
T. sp. 2	R,B	0.3	F	P	2	Tr, Ner	43	856
Thalassiothrix longissima Cleve et Grunow	R,B	11.5	F	P	2	Fr, Tm, HN, Ner, Oc	38	4497
Trachyneis aspera (Ehrenberg) Cleve	B	0.3	F	T	2	Sbt, Tm, Ner		125
Triceratium dubium Brightwell	R,B	0.9	F	T	2	Tr, Sbt, Ner	150	2147
T. favus Ehrenberg	R,B	2.4	F	P	2	Cos, Ner, Oc	20	250
Tryblionella punctata W. Smith	B	0.6	F	T	2	Tr, Tm	22	352
División Dinophyta								
Achradina pulchra Lohmann	B,V	12.4	H	P	1	Tr, Ner, Oc	20	7718
Akashiwo sanguinea (Hirasaka) G. Hansen et O. Moestrup**	R,B,V	78.8	F	P	1	Tm, Tr, Ner	10	19844
Alexandrium catenella (Whedon et Kofoid) Balech**	R	0.3	F	P	4	Fr		
A. fraterculus (Balech) Balech	B	3.3	F	P	4	Tr, Ner, Oc	20	595
A. cf. *ostenfeldii* (Paulsen) Balech et Tangen**	B	3.0	F	P	4	Tm, Fr	20	3066
A. cf. *tamarense* (Lebour) Balech	B	19.1	F	P	4	Ner	19	2613
A. sp.	R	4.2	F	P	1	Tr, Ner	10	3319
Amphidinium acutissimum Schiller	B	11.2	F	P	1	Tm, Oc	20	2134
A. extensum Wulff	B	0.6	H	P	1	Tr, Tm, Ner	30	60
A. gibbosum (Maranda et Shimizu) Jørgensen et Murray	B,V	0.6	F	P	1	Tm, Tr, Ner	40	178
A. massartiae Biecheler	B	0.3	F	P	1	Tm, Ner	20	1778
Amphisolenia bidentata Schröder	R,B	8.5	F	P	1	Tm, Tr, Oc	29	653
A. cf. *truncata* Kofoid et Michener	R	0.6	F	P	1	Tr, Oc		
Asterodinium gracile Sournia	B	1.5	F	P	1	Tr, Tm, Oc	20	653

Apéndice 1. Continuación.

						Distribución	Abundancia céls. L^{-1}	
Taxa	M	Frec.	N	H	NO	Global	Mín.	Máx.
Balechina coerulea (Dogiel) F.J.R. Taylor	R,B	12.1	H	P	1	Tr, Tm, Ner, Oc	20	3809
Blepharocysta splendormaris (Ehrenberg) Ehrenberg	R,B	10.6	H	P	1	Tr, Tm, Ner, Oc	14	721
Brachydinum capitatum F.J.R. Taylor	B	1.8	F	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc	20	327
Ceratocorys armata (Schütt) Kofoid	R	1.2	F	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc		
C. bipes (Cleve) Kofoid	R	0.6	F	P	1	Tr, Ner, Oc		
C. horrida Stein	R,B	15.2	F	P	1	Tr, Tm, Ner, Oc	20	653
C. reticulata Graham	R	0.6	F	P	1	Tr, Ner, Oc		
Ceratoperidinium yeye Margalef	B	0.6	F	P	1	Tm, Oc	38	45
Chytriodinium affine (Dogiel) Chatton	B	10.6	H	P	1	Tm, Tr, Ner	18	3512
Cochlodinium convolutum Kofoid et Swezy	V	0.9	F	P	4	Tr, Tm, Ner		
C. cf. *archimedes* (Pouchet) Lemmermann	B	0.3	H	P	1	Tm, Ner, Oc	20	153
C. fulvecens Iwataki, Kawami et Matsuoka	V	0.3	F	P	4	Tr, Tm, Ner		
C. polykrikoides Margalef**	B	0.9	F	P	4	Tm, Tr, Ner	10	1778
Corythodinium belgicae (Maunier) Taylor	B	0.9	F	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc	20	40
C. constrictum (Stein) Taylor	B	0.6	F	P	1	Tr, Tm, Ner, Oc	35	43
C. diploconus (Stein) Taylor	B	0.3	F	P	1	Tm, Tr, Oc		4195
C. elegans (Pavillard) Taylor	B	0.3	F	P	1	Tr, Tm, Oc		1417
C. frenguellii (Rampi) Taylor	B	0.6	F	P	1	Tr, Tm, Oc	29	38
C. tesselatum (Stein) Loeblich Jr. et Loeblich III	B	0.3	F	P	1	Tm, Tr, Oc		106
Dinophysis acuminata Claparède et J. Lachmann**	B	1.5	M	P	1	Tr, Tm, Ner, Oc	20	171
D. bibulbus Balech	B	1.2	M	P	1	Tr, Tm, Ner, Oc	33	54
D. caudata Saville-Kent**	R,B	58.2	M	P	1	Tr, Tm, Ner	10	11112
D. cf. *dens* Pavillard	B	0.3	M	P	1	Tr, Tm		2240
D. diegensis Kofoid	R,B	3.0	M	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc	20	1258
D. exigua Kofoid et Skogsberg	R,B	0.9	M	P	1	Tr, Oc	15	20
D. fortii Pavillard**	R,B	8.2	M	P	1	Tr, Sbt, Ner, Oc	38	1601
D. hastata Stein	R	0.6	M	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc		
D. infundibulus Schiller	B	0.3	M	P	1	Tr, Ner		20
D. ovum Schütt	R	0.3	M	P	1	Sbt, HN, Oc		

Apéndice 1. Continuación.

Taxa	M	Frec.	N	H	NO	Distribución Global	Abundancia céls. L^{-1} Mín.	Máx.
D. parvula (Schütt) Balech	B	0.3	M	P	1	Tm, Ner, Oc		20
D. pusilla Jörgensen	B	0.6	M	P	1	Tm, Oc	10	25
D. sacculus Stein**	R	0.3	M	P	1	Tm, Ner, Oc		
D. schuettii Murray et Whitting	R,B	3.6	M	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc	44	75
D. sp. 1	B	2.7	M	P	1	Tr, Ner	10	875
D. sp. 2	B	0.3	M	P	1	Tr, Ner		10
Diplopsalis lenticula Bergh	R,B	41.8	H	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc	22	6984
Diplopsalopsis bomba (Stein ex Jörgensen) Dodge et Toriumi	R,B	66.4	H	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc	18	4252
D. globula Abé	R,B	1.2	H	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc	102	453
Dissodinium pseudolunula Swift ex Elbrächter et Drebes	R	3.6	H	P	2	Tm, Ner		
Ensiculifera angulata Balech	R,B	19.7	F	T	1	Tr, Ner, Oc	40	8813
E. mexicana Balech	R,B	1.5	F	T	1	Tr, Tm, Ner, Oc	1896	3977
Erythropsidinium cf. agile (Hertwig) P.C. Silva	B	3.9	H	P	1	Tm, Tr, Oc	33	5032
Fragilidium mexicanum Balech	R,B	21.8	M	P	1	Tr, Ner	18	4984
F. sp.	B	3.6	M	P	1	Tr, Ner	38	4025
Goniodoma polyedricum (Pouchet) Jörgensen	R,B	26.9	F	P	1	Tr, Tm, Ner	10	3155
G. sphaericum Murray et Whitting	R,B	12.1	F	P	1	Tr, Sbt, Oc	24	1140
Gonyaulax alaskensis Kofoid	R	0.3	F	P	1	Tm, Ner, Oc		
G. birostris Stein	R,B	6.1	F	P	1	Tr, Ner, Oc	10	257
G. diegensis Kofoid	R,B	6.9	F	P	1	Tr, Tm, HN, Ner, Oc	20	156
G. digitalis (Pouchet) Kofoid	R,B	5.5	F	P	1	Tm, Tr, Ner	20	60
G. fragilis (Schütt) Kofoid	R,B	0.6	F	P	1	Tr, Tm, Ner, Oc	15	22
G. fraterculus Balech	B	15.5	F	P	1	Tm, Atl. Sur	42	3066
G. fusiformis Graham	R	0.6	F	P	1	Tr, Oc		
G. grindleyi Reinecke	R,B	13.6	F	P	1	Tm, Atl.	21	1244
G. hyalina Ostenfeld et J. Schmidt	R	0.6	F	P	1	Tr, Ner, Oc		
G. pacifica Kofoid	R	1.2	F	P	1	Tr, Tm, Ner, Oc		
G. polygramma Stein*	R,B	35.2	F	P	1	Tr, Tm, Ner	10	2613
G. sphaeroidea Kofoid	R,B	0.9	F	P	1	Tr, Oc	96	409
G. spinifera (Claparède et Lachmann) Diesing*	R,B	16.9	F	P	1	Tr, Tm, Ner	20	4960
G. turbynei Murray et Whitting	R,B	5.5	F	P	1	Tm, Ner, Oc	10	190
G. verior Sournia	B	4.9	F	P	1	Tr, Tm, Ner	20	2985

Apéndice 1. Continuación.

Taxa	M	Frec.	N	H	NO	Distribución Global	Abundancia céls. L^{-1} Mín.	Abundancia céls. L^{-1} Máx.
G. sp.	B	5.8	F	P	1	Tr, Ner	10	4482
Greuetodinium cylindricum (Greuet) Loeblich III	B,V	3.3	H	P	1	Tr, Tm, Oc	13	221
Gymnodinium aestuariale Hulburt	B	1.8	F	P	1	Tr, Tm, Ner	311	1778
G. allophron Larsen	B	16.9	H	P	1	Tr, Tm, Ner	16	7668
G. attenuatum Kofoid et Swezy	B	17.6	H	P	1	Tm, Oc	32	137627
G. aureolum (Hulburt) G. Hansen	B	1.8	F	P	1	Tr, Tm, Ner	10	458
G. aureum Kofoid et Swezy	B	3.0	H	P	1	Tm, Oc	13	3694
G. catenatum Graham**	R,B	44.6	F	P	4	Tr, Tm, Ner	20	188703
G. cf. *grammaticum* (Pouchet) Kofoid et Swezy	B	1.2	F	P	1	Tm, Ner, Oc	119	356
G. incoloratum Conrad et Kufferath	B	1.2	H	P	1	Tr, Tm, Ner	20	3557
G. instriatum (Freudenthal et Lee) Coats	B	4.9	F	P	1	Tr, Tm, Ner	10	1778
G. parvulum Schütt	B,V	0.6	H	P	1	Tr, Tm, Ner	178	875
G. pygmaeum Lebour	B	0.3	F	P	1	Tm, Oc		4446
G. ravenescens Kofoid et Swezy	V	0.3	H	P	1	Tr, Tm, Ner		
G. rhomboides Schütt	V	0.6	H	P	1	Tr, Tm, Ner, Oc		
G. sphaericum Calkins	V	2.1	F	P	1	Tm, Ner		
G. translucens Kofoid et Swezy	V	0.6	H	P	1	Tr, Tm, Oc		
G. sp. 1	B	8.2	H	P	1	Tr, Ner	27	10476
G. sp. 2	B	19.4	H	P	1	Tr, Ner	89	10607
G. sp. 3	B	6.9	H	P	1	Tr, Ner	20	3912
Gynogonadinium aequatoriale Gómez	B	0.9	F	P	1	Tr, Oc	50	2564
Gyrodinium acutum (Schütt) Kofoid et Swezy	R,B	56.4	H	P	1	Tr, Ner	10	7461
G. britannicum Kofoid et Swezy	B	5.5	H	P	1	Tm, Ner	20	4390
G. falcatum Kofoid et Swezy	R,B	23.6	F	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc	10	1323
G. foliaceum Kofoid et Swezy	V	11.5	F	P	1	Tm, Ner		
G. fusiforme Kofoid et Swezy	R,B	19.7	F	P	1	Tr, Tm, Oc	27	8994
G. fusus (Meunier) Akselman	R,B	55.5	H	P	1	Tr, Tm, Ner, Oc	20	16668
G. cf. *ochraceum* Kofoid et Swezy	V	0.3	H	P	1	Tm, Oc		
G. pepo (Schütt) Kofoid et Swezy	V	0.6	H	P	1	Tm, F, Ner		
G. spirale (Bergh) Kofoid et Swezy	B	1.2	H	P	1	Tm, Sbt, Ner, Oc	20	653
G. sp.	B	3.3	H	P	1	Tr, Ner	48	1896
Heterocapsa triquetra (Ehrenberg) Stein	B	16.4	F	P	1	Tr, Tm, Ner	47	46379

Apéndice 1. Continuación.

Taxa	M	Frec.	N	H	NO	Distribución Global	Abundancia céls. L^{-1} Mín.	Máx.
Heterodinium blackmanii (Murray et Witting) Kofoid	R	0.3	H	P	1	Tr, Oc		
H. sp.	B	0.3	H	P	1	Tr, Oc		158
Histioneis hyalina Kofoid et Michener	R,B	0.6	F	P	1	Tr, Oc	12	35
H. reticulata Kofoid	B	0.3	F	P	1	Tr, Ner		327
Karenia asteriochroma De Salas, Bolch et Hallegraeff**	B	9.4	F	P	1	Tm, Ner	10	2818
K. bicuneiformis Botes, Sym et Pritcher**	B	6.7	F	P	1	Sbt, Ner	20	4572
K. cf. *brevis* (Davis) Hansen et Moestrup**	R,B	8.5	F	P	1	Tr, Tm, Ner	20	4555
K. brevisulcata (Chang) Hansen et Moestrup**	B	7.3	F	P	1	Tm, Tr, Ner	20	1541
K. mikimotoi (Miyake et Kominami ex Oda) Hansen et Moestrup**	B,V	3.0	F	P	1	Tm, Ner, Oc	10	1750
K. papillonacea Haywood et Steidinger*	B	1.8	F	P	1	Tr, Tm, Ner, Oc	20	491
K. selliformis Haywood, Steidinger et McKenzie**	B	11.8	F	P	1	Tr, Tm, Ner	39	9431
K. sp.	B	7.9	F	P	1	Tr, Ner	10	356
Katodinium glaucum (Lebour) Loeblich III	B	4.9	F	P	1	Tr, Tm, Ner	48	4025
Kofoidinium lebourae (Pavillard) F.J.R. Taylor	R	1.8	H	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc		
K. splendens J. Cachon *et* M. Cachon	B	0.3	H	P	1	Tr, Tm, Oc		20
K. velelloides Pavillard	R,B	5.2	H	P	1	Tm, Tr, Oc	20	4195
Lingulodinium polyedra (Stein) Dodge**	R,B	20.0	F	P	1	Tr, Tm, Ner, Oc	18	13074
Metaphalacroma skogsbergii Tai	B	0.9	M	P	1	Tm, Tr, Oc	42	118
Nematodinium torpedo Kofoid et Swezy	B	9.7	H	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc	32	4195
Neoceratium arietinum (Cleve) Gómez, Moreira et López-García	R	0.3	M	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc		
N. axiale (Kofoid) Gómez, Moreira et López-García	R	0.3	M	P	1	Tr, Ner, Oc		

Apéndice 1. Continuación.

Taxa	M	Frec.	N	H	NO	Distribución Global	Abundancia céls. L^{-1} Mín.	Máx.
N. azoricum (Cleve) Gómez, Moreira et López-García	R	0.6	M	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc		
N. balechii (Meave, Okolodkov et Zamudio) Gómez, Moreira et López-García	R,B	33.9	M	P	4	Tm, Tr, Ner, Oc	18	2516
Neoceratium (*Ceratium*) *balechii* f. *longum* Zamudio et Meave	R,B	4.2	M	P	4	Tm, Tr, Ner, Oc	96	351
N. belone (Cleve) Gómez, Moreira et López-García	R,B	1.8	M	P	1	Tr, Oc	112	278
N. biceps (Claparède et Lachmann) Gómez, Moreira et López-García	R	0.6	M	P	1	Tr, Ind.		
N. breve (Ostenfeld et .J. Schmidt) Gómez, Moreira et López-García var. *breve*	R,B	30.3	M	P	4	Tr, Ner, Oc	10	1041
Neoceratium (*Ceratium*)*breve* var. *parallelum* (J. Schmidt) Jörgensen	R,B	7.3	M	P	4	Tr, Ner, Oc	24	4394
Neoceratium (*Ceratium*)*breve* var. *schmidtii* (Jörgensen) Sournia	R,B	12.1	M	P	1	Tm, Tr, Oc	46	2760
N. candelabrum (Ehrenberg) Gómez, Moreira et López-García	R,B	13.3	M	P	4	Tm, Tr, Ner, Oc	28	567
N. carriense (Gourret) Gómez, Moreira et López-García var. *carriense*	R,B	11.2	M	P	1	Tr, Ner, Oc	18	57
Neoceratium (*Ceratium*)*carriense* var. *volans* (Cleve) Jörgensen	R	0.3	M	P	1	Tr, Ner, Oc		
N. contortum (Gourret) Gómez, Moreira et López-García var. *contortum*	R	5.8	M	P	1	Tr, Ner, Oc		
Neoceratium (*Ceratium*)*contortum* var. *karstenii* (Pavillard) Sournia	R	0.6	M	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc		
Neoceratium (*Ceratium*)*contortum* var. *robustum* (Karsten) Sournia	R,B	1.5	M	P	1	Tr, Ner, Oc	10	40
N. contrarium (Gourret) Gómez, Moreira et López-García	R,B	10.6	M	P	1	Tr, Tm, Ner, Oc	20	40
N. declinatum (Karsten) Gómez, Moreira et López-García	R,B	5.5	M	P	1	Tr, Tm, Ner, Oc	37	474
Neoceratium (*Ceratium*)*declinatum* f. *normale* Jörgensen	R	0.3	M	P	1	Tr, Sbt, Ner, Oc		

Apéndice 1. Continuación.

Taxa	M	Frec.	N	H	NO	Distribución Global	Abundancia céls. L^{-1} Mín.	Máx.
N. deflexum (Kofoid) Gómez, Moreira et López-García	R,B	6.7	M	P	1	Tr, Ner, Oc	18	106
N. dens (Ostenfeld *et* Schmidt) Gómez, Moreira et López-García	R,B	7.6	M	P	4	Tr, Ind.-Pac.	18	1462
N. digitatum (Schütt) Gómez, Moreira et López-García	R,B	1.8	M	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc	27	96
N. euarcuatum (Jörgensen) Gómez, Moreira et López-García	R,B	5.2	M	P	1	Tr, Ner, Oc	80	109
N. extensum (Gourret) Gómez, Moreira et López-García	R,B	16.4	M	P	1	Tr, Ner, Oc	10	664
N. falcatiforme (Jörgensen) Gómez, Moreira et López-García	R,B	7.3	M	P	1	Tr, Sbt, Ner, Oc	18	50
N. falcatum (Kofoid) Gómez, Moreira et López-García	R,B	11.5	M	P	1	Tr, Ner, Oc	35	4049
N. furca (Ehrenberg) Gómez, Moreira et López-García var. *furca**	R,B	78.8	M	P	4	Tm, Ner, Oc	10	6856
Neoceratium (*Ceratium*)*furca* var. *eugrammum* (Ehrenberg) Schiller	R,B	59.1	M	P	4	Tr, Tm, Ner, Oc	10	4102
Neoceratium (*Ceratium*)*furca* var. *hircus* (Schröder) Margalef ex Sournia	R	0.6	M	P	1	Tr, Tm, Ner, Oc		
N. fusus (Ehrenberg) Gómez, Moreira et López-García var. *fusus**	R,B	58.2	M	P	1	Tr, Tm, Ner, Oc	10	3102
Neoceratium (*Ceratium*)*fusus* var. *seta* (Ehrenberg) Sournia	R	6.4	M	P	1	Tr, Tm, Ner, Oc		
N. gibberum (Gourret) Gómez, Moreira et López-García var. *gibberum*	R,B	6.4	M	P	1	Tr, Ner, Oc	20	84
Neoceratium (*Ceratium*)*gibberum* var. *dispar* (Pouchet) Sournia	R	2.1	M	P	1	Tr, Ner, Oc		
Neoceratium (*Ceratium*)*gibberum* var. *subaequale* Jörgensen	R	2.7	M	P	1	Tr, Ner, Oc		
N. gravidum (Gourret) Gómez, Moreira et López-García var. *gravidum*	R	0.6	M	P	1	Tr, Ner, Oc		
Neoceratium (*Ceratium*)*gravidum* var. *elongata Wood*	R	0.3	M	P	1	Tr, Ner, Oc		
N. hexacanthum (Gourret) Gómez, Moreira et López-García	R	1.2	M	P	4	Tr, Sbt, Ner, Oc		

Apéndice 1. Continuación.

Taxa	M	Frec.	N	H	NO	Distribución Global	Abundancia céls. L^{-1} Mín.	Máx.
N. horridum (Gran) Gómez, Moreira et López-García var. *horridum*	R,B	6.4	M	P	1	Tm, Sbt, Oc	20	1124
Neoceratium (*Ceratium*)*horridum* var. *molle* Böhm	R,B	0.9	M	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc	12	67
N. inflatum (Kofoid) Gómez, Moreira et López-García	R,B	0.6	M	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc	10	20
N. kofoidii (Jörgensen) Gómez, Moreira et López-García	R,B	17.6	M	P	1	Tr, Tm, Ner, Oc	20	1960
N. lineatum (Ehrenberg) Gómez, Moreira et López-García	R,B	2.1	M	P	1	Tr, Atl. norte	28	977
N. longirostrum (Gourret) Gómez, Moreira et López-García	R,B	1.5	M	P	1	Tr, Sbt, Ner, Oc	10	20
N. longissimum (Schröder) Gómez, Moreira et López-García	R	0.3	M	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc		20
N. lunula (Schimper ex Karsten) Gómez, Moreira et López-García	R,B	3.0	M	P	4	Tr, Sbt, Ner, Oc	10	59
Neoceratium (*Ceratium*)*lunula* var. *robustum* F.J.R. Taylo	R	0.6	M	P	4	Tr, Sbt, Ner, Oc		
N. macroceros F.J.R. Taylo var. *macroceros*	R,B	15.5	M	P	4	Tr, Ner, Oc	20	558
Neoceratium (*Ceratium*)*macroceros* var. *gallicum* (Kofoid) Sournia	R	0.6	M	P	4	Tr, Ner, Oc		
N. massiliense (Gourret) Gómez, Moreira et López-García var. *massiliense*	R,B	23.9	M	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc	20	1069
Neoceratium (*Ceratium*)*massiliense* var. *armatum* (Karsten) Jörgensen	R	2.4	M	P	1	Tm, Tr, Ner		
N. minutum (Jörgensen) Gómez, Moreira et López-García	R,B	4.2	M	P	1	Tr, Tm, Ner, Oc	16	1474
N. pentagonum (Gourret) Gómez, Moreira et López-García	R,B	3.0	M	P	4	Tr, Sbt, Ner, Oc	12	43
N. praelongum (Lemmermann) Gómez, Moreira et López-García	R	1.2	M	P	1	Tr, Ner, Oc		
N. ranipes (Cleve) Gómez, Moreira et López-García	R	1.2	M	P	1	Tr, Sbt, Ner, Oc		
N. reflexum (Cleve) Gómez, Moreira et López-García	R	2.1	M	P	1	Tr, Ner, Oc		
N. setaceum (Jörgensen) Gómez, Moreira et López-García	R	0.3	M	P	1	Tr, Ner, Oc		

Apéndice 1. Continuación.

Taxa	M	Frec.	N	H	NO	Distribución Global	Abundancia céls. L^{-1} Mín.	Máx.
N. symetricum (Pavillard) Gómez, Moreira et López-García var. *symetricum*	R	4.2	M	P	1	Tr, Ner, Oc		
Neoceratium (*Ceratium*)*symetricum* var. *coarctatum* (Pavillard) Graham et Bronikovsky	R	0.6	M	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc		
N. tenue (Ostenfeld et J. Schmidt) Gómez, Moreira et López-García	R	0.6	M	P	1	Tm, Ner, Oc		
N. teres (Kofoid) Gómez, Moreira et López-García	R,B	6.4	M	P	1	Tr, Sbt, Ner, Oc	10	20
N. trichoceros (Ehrenberg) Gómez, Moreira et López-García	R,B	25.2	M	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc	20	779
N. tripos (Ehrenberg) Gómez, Moreira et López-García var. *tripos**	R,B	22.7	M	P	1	Tm, Ner, Oc	20	653
Neoceratium (*Ceratium*)*tripos* var. *atlanticum* (Ostenfeld) Paulsen	R,B	2.1	M	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc	15	20
Neoceratium (*Ceratium*)*tripos* var. *pulchellum* Schröder	R	1.5	M	P	1	Tr, Tm, Ner, Oc		
N. vultur (Cleve) Gómez, Moreira et López-García	R,B	5.5	M	P	4	Tr, Sbt, Ner, Oc	571	761
Neoceratium (*Ceratium*)*vultur* f. *japonicum* (Schröder) Wood	R	4.6	M	P	4	Tr, Ner, Oc		
Neoceratium (*Ceratium*)*vultur* f. *recurvum* (Jörgensen) Schiller	R	0.9	M	P	4	Tr, Ner, Oc		
Neoceratium (*Ceratium*)*vultur* f. *sumatranum* (Karsten) Sournia	R	0.6	M	P	4	Tr, Sbt, Ner, Oc		
Neoceratium sp.	B	1.2	M	P	1	Tr, Ner,	20	193
Noctiluca scintillans (Macartney) Kofoid et Swezy*	R,B	11.2	H	P	1	Tm, Ner	32	3144
Oodinium sp.	B	0.3	H	P	2	Tm, Ner	20	108
Ornithocercus galea (Pouchet) Abé	R,B	3.9	F	P	1	Tm, Tr, Oc	15	30
O. heteroporus Kofoid	R,B	3.0	F	P	1	Tm, Tr	20	43
O. magnificus Stein	R,B	19.7	F	P	1	Tm, Tr	10	122
O. orbiculatus Kofoid et Michener	R	0.3	F	P	1	Tr, Oc		
O. quadratus Schütt	R	4.2	F	P	1	Tm, Tr		
O. splendidus Schütt	R	0.3	F	P	1	Tm, Tr		
O. steinii Schütt	R,B	12.1	F	P	1	Tr, Ner	40	474

Apéndice 1. Continuación.

Taxa	M	Frec.	N	H	NO	Distribución Global	Abundancia céls. L^{-1} Mín.	Máx.
O. thumii (A. Schmidt) Kofoid et Skogsberg	R,B	16.7	F	P	1	Tr, Sbt	20	88876
Oxyphysis oxytoxoides Kofoid	B	1.2	H	P	1	Tm, Tr, Ner	40	779
Oxytoxum caudatum Schiller	B	2.7	F	P	1	Tm, Oc	20	2516
O. laticeps Schiller	B	0.9	F	P	1	Tm, Ner, Oc	20	175
O. nanum Halldal	B	0.9	F	P	1	Tr, Tm, Ner, Oc	40	356
O. ovale Schiller	B	1.2	F	P	1	Tm, Oc	80	2406
O. parvum Schiller	B	0.3	F	P	1	Tm, Tr, Oc		20
O. sceptrum (Stein) Schröder	R,B	4.6	F	P	1	Tm, Tr, Oc	20	499
O. scolopax Stein	R,B	3.9	F	P	1	Tr, Tm, Oc	10	1477
O. variabile Schiller	R	0.3	F	P	1	Tr, Sbt, Oc		
O. sp. 1	B	7.9	F	P	1	Tr, Oc	10	3144
O. sp. 2	B	0.3	F	P	1	Tr, Oc		30
Peridiniella danica (Paulsen) Okolodkov et Dodge	R	0.3	F	P	1	Tm, Tr, Ner		
Peridinium quinquecorne Abé*	R,B	8.8	F	P	1	Tr, Tm, Ner	10	1112
Phalacroma acutum (Schütt) Pavillard	B	0.6	M	P	1	Tm, Ner, Oc	20	653
P. argus Stein	R	1.5	M	P	1	Tr, Tm, Ner, Oc		
P. cuneus Schütt	R,B	4.2	M	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc	20	558
P. dolychopterigium Murray et Whitting	R	0.3	M	P	1	Tm, Tr, HS Ner		
P. doryphorum Stein	R,B	20.3	M	P	1	Tr, Ner, Oc	20	715
P. favus Kofoid et Michener	R	3.6	M	P	1	Tm, Tr, Oc		
P. hindmarchii Murray et Whitting	R	0.3	M	P	1	Tr, Oc		
P. mitra Schütt**	R,B	2.7	M	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc	10	38
P. mucronatum Kofoid et Skogsberg	B	0.3	M	P	1	Tm, Oc	20	327
P. operculoides Schütt	R,B	0.6	M	P	1	Tm, Oc	30	711
P. ovum Schütt	R	0.3	M	P	1	Tr, Oc		
P. porodictyum Stein	R,B	5.5	M	P	1	Tm, Tr, Oc	45	120
P. rapa Stein**	R,B	4.6	M	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc	10	40
P. rotundata (Claparéde et Lachmann) Kofoid et Michener**	R,B	6.0	M	P	1	Tm, Tr, Oc	10	721
P. sp.	B	3.6	M	P	1	Tr, Oc	20	273
Podolampas bipes Stein	R,B	16.0	F	P	1	Tr, Oc	13	1307
P. palmipes Stein	R,B	7.3	F	P	1	Tr, Sbt, Ner, Oc	13	1124
P. reticulata Kofoid	R	1.5	F	P	1	Tr, Tm, Oc		
P. spinifer Okamura	R,B	2.1	F	P	1	Tr, Oc	20	163

Apéndice 1. Continuación.

Taxa	M	Frec.	N	H	NO	Distribución Global	Abundancia céls. L^{-1} Mín.	Máx.
Polykrikos kofoidii Chatton	B	6.0	H	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc	40	6533
P. schwartzi Bütschli	B	10.6	H	P	1	Tr, Tm, Ner	24	51630
Pronoctiluca acuta (Lohmann) J. Schiller	B	4.2	H	P	1	Tm, Tr, Ner	20	1778
P. pelagica Fabre-Domergue	R,B	3.0	H	P	1	Tm, Ner	43	2503
P. rostrata F.J.R. Taylor	R,B	7.9	H	P	1	Tm, Tr, Ner	20	3428
P. spinifera (Lohmann) Schiller	B	0.3	H	P	1	Tm, Ner		40
Prorocentrum compressum (Bailey) Abé ex Dodge	R,B	23.3	F	P	1	Tm, Tr, Ner	10	4572
P. gracile Schütt	R,B	73.9	F	P	1	Tr, Tm, Ner	10	12385
P. lenticulatum (Matzenauer) F.J.R. Taylor	B	0.6	F	P	1	Tm, Pac, Ner	20	40
P. maximum (Gourret) Schiller	R,B	9.1	F	P	1	Tm, Tr, Ner	20	818
P. micans Ehrenberg*	R,B	61.2	F	P	1	Tm, Tr, Ner	10	15917
P. minimum (J. Pavillard) J. Schiller**	R,B	9.1	F	P	1	Tm, Tr, HN, Ner	43	5879
P. oblongum (Schiller) F.J.R. Taylor	R	1.5	F	P	1	Tm, Tr		
P. rathymum Loeblich, Shirley et R.J. Schmidt	R,B	4.9	F	T	1	Tr, Tm, Ner	40	716
P. rostratum F. Stein	R,B	11.5	F	P	1	Tr, Sbt, Ner	10	22225
P. sigmoides Böhm	R,B	3.9	F	P	1	Tm, Tr, Ner	18	654
P. triestinum Schiller*	R,B	31.5	F	P	1	Tm, Tr, Ner	10	7355
P. sp. 1	B	6.9	F	P	1	Tr, Ner	20	3593
P. sp. 2	B	0.9	F	P	1	Tr, Ner	20	40
Protoceratium reticulatum (Claparède et Lachmann) Bütschli**	R,B	6.9	F	P	1	Tr, Tm, Ner	10	571
P. spinulosum (Murray et Whitting) Schiller	R,B	0.9	F	P	1	Tr, Tm, Oc	200	1006
Protoperidinium abei (Paulsen) Balech	R,B	12.4	H	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc	20	653
P. bipes (Paulsen) Balech	R,B	8.2	H	P	1	Tm, Tr, Ner	20	1423
P. bispinum (Schiller) Balech	B	0.3	H	P	1	Tm, Ner, Pac		100
P. brochii (Kofoid et Swezy) Balech	R,B	16.7	H	P	1	Tm, Ner, Oc	13	653
P. capurroi (Balech) Balech	B	0.3	H	P	1	Tr, Tm, Ner		89
P. cassum (Balech) Balech var. *cassum*	R,B	13.9	H	P	1	Tm, Ner, Oc	20	3731
P. cassum var. *decens* (Balech) Balech	B	0.9	H	P	1	Tr, Tm, Ner, Oc	40	1067

Apéndice 1. Continuación.

Taxa	M	Frec.	N	H	NO	Distribución Global	Abundancia céls. L^{-1} Mín.	Máx.
P. cerasus (Paulsen) Balech	R,B	9.4	H	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc	35	2406
P. claudicans (Paulsen) Balech	B	8.5	H	P	1	Tr, Tm, Ner	20	980
P. compressum (Abé) Balech	R,B	3.3	H	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc	33	139
P. conicoides (Paulsen) Balech	B	0.6	H	P	1	Tm, Ner	13	90
P. conicum (Gran) Balech	R,B	45.8	H	P	1	Tm, Tr, Ner	20	4390
P. corniculum (Kofoid et Michener) Taylor et Balech	B	4.9	H	P	1	Tr, Pac	20	4268
P. crassipes (Kofoid) Balech	R,B	4.2	H	P	1	Tm, Tr, Ner	67	96
P. cristatum Balech	B	0.6	H	P	1	Tr, Ner	20	40
P. denticulatum (Gran et Braarud) Balech	B	0.3	H	P	4	Tr, Tm, Ner		48
P. depressum (Bailey) Balech	R,B	17.3	H	P	1	Tm, Tr, Ner	20	4102
P. diabolus (Cleve) Balech	R	0.3	H	P	1	Tr, Tm, Ner, Oc		
P. divaricatum (Meunier) Parke et Dodge	B	11.5	H	P	1	Tm, Ner, Oc	16	1825
P. divergens (Ehrenberg) Balech	R,B	51.5	H	P	1	Tr, Tm, Ner	20	4564
P. elegans (Cleve) Balech	R,B	7.3	H	P	1	Tr, Sbt, Oc	13	394
P. excentricum (Paulsen) Balech	R,B	10.3	H	P	1	Tr, Tm, Ner, Oc	20	520
P. grande (Kofoid) Balech	R,B	36.1	H	P	1	Tr, Sbt, Oc	16	9136
P. grani (Ostenfeld) Balech	R,B	21.8	H	P	1	Tm, Fr, Ner, Oc	20	3144
P. hirobis (Abé) Balech	R,B	7.6	H	P	1	Tm, Ner, Oc	13	767
P. incognitum (Balech) Balech	B	0.3	H	P	1	Tr, Ner		80
P. joergenseni (Balech) Balech	R,B	1.2	H	P	1	Tr, Ner, Oc	40	160
P. latidorsale (Dangeard) Balech	R,B	22.7	H	P	1	Tm, Ner, Oc	21	2835
P. latispinum (Mangin) Balech	R,B	19.1	H	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc	13	5662
P. latissimum (Kofoid) Balech	R,B	9.1	H	P	1	Tr, Oc	53	567
P. leonis (Pavillard) Balech	R,B	6.1	H	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc	28	154
P. metananum (Balech) Balech	B	0.9	H	P	1	Tm, Oc	47	454
P. minusculum Pavillard	R,B	8.5	H	P	1	Tr, Ner	43	9919
P. mite (Pavillard) Balech	R,B	10.3	H	P	1	Tr, Tm, Ner	20	1778
P. obtusum (Karsten) Parke et Dodge	R,B	4.2	H	P	1	Tm, Tr, Ner	20	163
P. oceanicum (Vanhöffen) Balech	R,B	26.4	H	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc	20	5005
P. ovatum Pouchet	R,B	6.7	H	P	1	Tm, Ner, Oc	24	2754
P. ovum (Paulsen) Balech	R,B	7.9	H	P	1	Tm, Ner, Oc	20	871
P. parcum (Balech) Balech	B	0.6	H	P	1	Tm, Ner, Oc	81	280
P. cf. *parvicollum* (Balech) Balech	B	1.5	H	P	1	Fr, Tm, Ner	58	4497
P. parviventer (Gaarder) Balech	B	14.6	H	P	1	Tm, Tr, Ner	24	2564

Apéndice 1. Continuación.

Taxa	M	Frec.	N	H	NO	Distribución Global	Abundancia céls. L^{-1}	
							Mín.	Máx.
P. parvispinum Balech	R	0.6	H	P	1	Tr, Tm, Ner		
P. pellucidum Bergh	R	0.3	H	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc		
P. pentagonum (Gran) Balech	R,B	23.3	H	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc	20	789
P. punctulatum (Gran) Balech	R,B	12.7	H	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc	20	1307
P. pyriforme (Paulsen) Balech	R,B	2.1	H	P	1	Tm, Ner, Oc	40	474
P. pyrum (Balech) Balech	R,B	26.4	H	P	1	Tr, Tm, Ner	18	7660
P. quarnerense (Schröder) Balech	R,B	21.5	H	P	1	Tr, Sbt, Ner, Oc	13	192
P. robustum (Meunier) Hernández-Becerril	R	0.3	H	P	1	Tr, Pac.		
P. roseum (Paulsen) Balech	R	1.5	H	P	1	Tm, Ner, Oc		
P. solidicorne (Mangin) Balech	B	0.3	H	P	1	Tr, Sbt, Ner, Oc		30
P. steinii (Jörgensen) Balech	B	1.5	H	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc	20	2845
P. subpyriforme (Dangeard) Balech	R,B	2.4	H	P	1	Tm, Ner, Oc	29	3428
P. subsphaericum (Balech) Balech	R,B	5.5	H	P	1	Tm, Ner, Oc	27	4497
P. tenuissimum (Kofoid) Balech	R,B	0.9	H	P	1	Tr, Tm, Ner, Oc	50	22195
P. thorianum (Paulsen) Balech	R,B	1.5	H	P	1	Tm, Tr	50	76
P. tristylum (Stein) Balech	R	0.3	H	P	1	Tm, Ner, Oc		
P. tuba (Schiller) Balech	R,B	3.0	H	P	1	Tm, Ner, Oc	14	160
P. venustum (Matzenauer) Balech	R,B	10.6	H	P	1	Tm, Tr, Oc	20	2453
P. vulgare Balech	B	0.6	H	P	1	Tm, Ner, Oc	13	35
P. sp. 1	B	25.5	H	P	1	Tr, Ner	10	4960
P. sp. 2	B	17.9	H	P	1	Tr, Ner	10	3920
Ptychodiscus noctiluca Murray ex Haeckel	R	0.6	M	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc	20	120
Pyrocystis fusiformis Wyville-Thompson ex Blackmann	R	0.9	F	P	2	Tr, Oc		
P. gerbaulti Pavillad	R	1.5	F	P	2	Tr, Oc		
P. lunula (Schütt) Schütt	R,B	1.2	F	P	2	Tr, Oc	10	20
P. noctiluca Stein	R,B	8.2	F	P	2	Tr, Oc	20	3688
P. robusta Kofoid	R,B	11.2	F	P	2	Tr, Oc	33	2020
Pyrodinium bahamense var. *compressum* (Böhm) Steidinger, Tester et Taylor**	R,B	34.8	F	P	4	Tr, Ner, Oc	20	773554
Pyrophacus horologium Stein	R,B	14.2	F	P	1	Tr, Tm, Ner, Oc	20	2453
P. steinii (Schiller) Wall et Dale	R,B	26.9	F	P	1	Tr, Tm, Ner, Oc	20	1307
P. vancampoae (M. Rossignol) Wall et Dale	R	1.2	F	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc		
Scaphodinium miriabile Margalef	R,B	1.2	H	P	1	Tr, Tm, Oc	37	65

Apéndice 1. Continuación.

Taxa	M	Frec.	N	H	NO	Distribución Global	Abundancia céls. L^{-1} Mín.	Abundancia céls. L^{-1} Máx.
Schuettiella mitra (Schütt) Balech	R	0.9	F	P	1	Tr, Oc		
Scrippsiella trochoidea (Stein) Steidinger et Balech*	R,B	23.3	F	P	1	Tr, Tm, Ner	25	111123
S. sweeneyae Balech	B	21.2	F	P	1	Tm, Ner	39	27127
S. sp. 1	B	40.0	F	P	1	Tr, Ner	40	268110
S. sp. 2	B	15.2	F	P	1	Tr, Ner	20	66863
Spatulodinium pseudonoctiluca (Pouchet) J. Cachon et M. Cachon ex Loeblich Jr. et Loeblich III	B,V	0.6	H	P	1	Tr, Tm, Oc	77	78
Spiraulax jollifei (Murray et Whitting) Kofoid	R	0.9	F	P	1	Tr, Oc		
S. kofoidii Graham	R	1.5	F	P	1	Tr, Sbt, Ner, Oc		
Takayama cf. *cladochroma* (Larsen) de Salas, Bolch et Hallegraeff**	V	0.3	F		1	Sbt, Ner		
Torodinium teredo (Pouchet) Kofoid et Swezy	B	5.5	F	P	1	Tm, Tr, Ner, Oc	38	3201
T. robustum Kofoid et Swezy	B	38.5	F	P	1	Tr, Tm, Ner	20	8051
Warnowia juno (Schütt) Schiller	B	18.8	H	P	1	Tr, Tm, Ner	13	2369
W. maxima (Kofoid et Swezy) Lindemann	B	6.9	H	P	1	Tr, Tm, Ner	20	608
W. polyphemus (Pouchet) Schiller	B	16.4	H	P	1	Tr, Tm, Ner, Oc	16	5556
W. rosea (Pouchet) Schiller	B	7.6	H	P	1	Tr, Tm, Ner	20	2503
W. violecens (Kofoid et Swezy) Lindemann	V	0.9	H	P	1	Tm, Ner, Oc	22	40
División Heterocontophyta								
Chattonella marina var. *antiqua* (Hada) Demura et Kawachi**	B,V	1.8	F	P	1	Tm, Ner, Oc	48	87
Dictyocha fibula Ehrenberg var. *fibula*	R,B	24.9	F	P	1	Tm, Oc	10	4195
D. fibula var. *robusta* Schrader et Murray	B	1.8	F	P	1	Tm, Ner	24	108
Octactis octonaria (Ehrenberg) Hovasse	B	6.9	F	P	1	Tm, Oc	27	4482
Fibrocapsa japonica Toriumi et Takano**	V	0.6	F	P	1	Tm, Ner, Oc		
cf. *Hillea* sp.	B	0.3	F	P	1	Tm, Tr, Ner	283	35626

Apéndice 1. Continuación.

Taxa	M	Frec.	N	H	NO	Distribución Global	Abundancia céls. L^{-1} Mín.	Máx.
División Prymnesiophyta								
Calciosolenia murrayi Gran	R	0.6	F	P	1	Tm, Oc		
Coccolithus sp.	B	1.5	F	P	1	Tm, Oc	89	3972
Phaeocystis sp.*	B	6.9	F	P	3	Tm, Ner, Oc	55	202899
Umbilicosphaera cf. *sibogae* (Weber-van Bosse) Gaarder	B	0.3	F	P	1	Tm, Tr, Oc	20	667
División Chlorophyta								
Pediastrum clathratum (Schroder) Lemmermann	B	0.3	F	P	3	Dul.		40
P. duplex Meyen	B	0.3	F	P	3	Dul.		80
División Euglenophyta								
Euglena pascheri Swirenko	B,V	47.3	F	P	1	Ner	10	72418
Eutreptia marina da Cunha	B	12.4	F	P	1	Ner	58	528
División Cyanophyta								
Rhichelia intracelullaris Schmidt	R,B	0.3	F	P	4	Ner		856
Synechococcus sp.	B,V	0.6	F	P	2	Ner	10	698
Synechocystis sp.	B,V	0.3	F	P	2	Ner		715
Trichodesmium erythraeum Ehrenberg**	R,B	1.2	F	P	4	Tr, Tm, Oc	20	212541
T. sp.	R,B	0.3	F	P	2	Tr, Ner	20	597
Phylum Zoomastigophora								
Choanoflagelado	B	3.9	H	P	1	Tr, Ner, Oc	20	280

APÉNDICE 2

Esquema de clasificación de los taxa por división algal, hasta nivel de género; entre paréntesis se especifica el número de taxa de cada género registrados en la Bahía de Acapulco.

División Bacillariophyta
Clase Coscinodiscophyceae Round et Crawford
Subclase Thalassiosirophycidae Round et Crawford
Orden Thalassiosirales Glezer et Makarova
Familia Thalassiosiraceae Lebour
Planktoniella Schütt (2)
Thalassiosira Cleve emend. Hasle (11)
Familia Skeletonemataceae Lebour
Detonula Schütt ex De Tony (1)
Skeletonema Greville (4)
Familia Stephanodiscaceae Glezer et Makarova
Cyclotella Kützing (2)
Familia Lauderiaceae (Schütt) Lemmermann
Lauderia Cleve (1)
Subclase Coscinodiscophycidae Round et Crawford
Orden Melosirales Crawford
Familia Melosiraceae Kützing
Melosira Agardh (1)
Familia Stephanopyxidae Nikolaev
Stephanopyxis (Ehrenberg) Ehrenberg (2)
Orden Paraliales Crawford
Familia Paraliaceae Crawford
Paralia Heiberg (1)
Orden Aulacoseirales Crawford
Familia Aulacoceiraceae Crawford
Aulacoseira Thwaites (1)
Orden Coscinodiscales Round et Crawford
Familia Coscinodiscaceae Kützing
Coscinodiscus Ehrenberg (8)
Stellarima Hasle et Sims (1)
Familia Gossleriellaceae Round
Gossleriella Schütt (1)
Familia Hemidiscaceae Hendey emend. Simonsen
Actinocyclus Ehrenberg (4)
Azpeitia (Schmidt) Fryxell et Sims (1)
Hemidiscus Wallich (3)
Roperia Grunow ex Pelletan (1)
Familia Heliopeltaceae Smith
Actinoptychus Ehrenberg (6)
Orden Asterolamprales Round et Crawford
Familia Asterolampraceae Smith
Asteromphalus Ehrenberg (6)
Spatangidium Brébisson (1)
Subclase Biddulphiophycidae Round et Crawford
Orden Triceratiales Round et Crawford
Familia Triceratiaceae (Schütt) Lemmermann
Cerataulus Ehrenberg (1)
Eupodiscus Bailey (1)
Odontella C.A. Agardh (4)
Triceratium Ehrenberg (2)
Familia Plagiogrammaceae De Toni
Plagiogramma Greville (1)
Orden Biddulphiales Krieger
Familia Biddulphiaceae Kützing
Biddulphia Gray (3)
Isthmia Agardh (1)
Orden Hemiaulales Round et Crawford
Familia Hemiaulaceae Heiberg
Cerataulina H. Peragallo ex Schütt (1)
Climacodium Grunow (1)
Eucampia Ehrenberg (2)
Hemiaulus Heiberg (3)
Familia Bellerocheaceae Crawford
Bellerochea van Heurck emend. von Stosch (2)
Familia Streptothecaceae Crawford
Helicotheca Richard (1)
Subclase Lithodesmiophycidae Round et Crawford
Orden Lithodesmiales Round et Crawford
Familia Lithodesmiaceae Round
Ditylum Bailey (1)
Lithodesmium Ehrenberg (1)
Subclase Corethrophycidae Round et Crawford
Orden Corethrales Round et Crawford
Familia Corethraceae Lebour
Corethron Castracane (1)

Apéndice 2. Continuación.

Subclase Cymatosirophycidae Round et Crawford
Orden Cymatosirales Round et Crawford
Familia Cymatosiraceae Hasle, von Stosch et Syvertsen
Campylosira Grunow ex van Heueck (1)
Cymatosira Grunow (1)
Subclase Rhizosoleniophycidae Round et Crawford
Orden Rhizosoleniales Silva
Familia Rhizosoleniaceae De Toni
Dactyliosolen Castracane (2)
Guinardia H. Peragallo (4)
Neocalyptrella Hernández-Becerril et Meave del Castillo (1)
Proboscia Sundström (4)
Pseudoguinardia von Stosch (1)
Pseudosolenia Sundström (1)
Rhizosolenia Brightwell (13)
Subclase Chaetocerotophycidade Round et Crawford
Orden Chaetocerotales Round et Crawford
Familia Chaetocerotaceae Ralf in Pritchard
Bacteriastrum Shadbolt (5)
Chaetoceros Ehrenberg (48)
Orden Leptocylindrales Round et Crawford
Familia Leptocylindraceae Lebour
Leptocylindrus Cleve (3)
Clase Fragilariophyceae Round, Crawford et Mann
Subclase Fragilariophycidae Round
Orden Fragilariales Silva
Familia Fragilariaceae Greville
Asterionellopsis Round (1)
Fragilaria Lyngbye (1)
Podocystis Bailey (1)
Synedra Ehrenberg (2)
Orden Licmophorales Round
Familia Licmophoracae Kützing
Licmophora Agardh (4)
Orden Rhaphoneidales Round
Familia Rhaphoneidaceae Forti
Delphineis Andrews (2)
Orden Thalassionematales Round
Familia Thalassionemataceae Round
Lioloma Hasle (2)
Thalassionema (Grunow) Hustedt (6)
Thalassiothrix Cleve et Grunow (1)
Orden Striatellales Round
Familia Striatellaceae Kützing
Grammatophora Ehrenberg (2)
Orden Climacospheniales Round
Familia Climacosphemaceae Round
Climacosphenia Ehrenberg (1)
Clase Bacillariophyceae Round, Crawford et Mann
Orden Lyrellales D.G. Mann
Familia Lyrellaceae D.G. Mann
Lyrella Karajeva (4)
Petroneis Stickle et D.G. Mann (1)
Orden Mastogloiales D.G. Mann
Familia Mastogloiaceae Mereschkowsky
Mastogloia Thwaites (2)
Orden Achnanthales Silva
Familia Achnanthaceae Kützing
Achnanthes Bory (3)
Familia Cocconeidaceae Kützing
Cocconeis Ehrenberg (6)
Orden Naviculales Bessey
Suborden Sellaphorineae D.G. Mann
Familia Pinnulariaceae D.G. Mann
Pinnularia Ehrenberg (1)
Suborden Diploneidineae Mann
Familia Diploneidaceae Mann
Diploneis Ehrenberg (7)
Suborden Naviculineae Hendey
Familia Naviculaceae Kützing
Haslea Simonsen (4)
Navicula Bory (4)
Trachyneis Cleve (1)
Familia Pleurosigmataceae Mereschkowsky
Gyrosigma Hassall (2)
Pleurosigma Wm. Smith (7)
Familia Plagiotropidaceae Mann
Plagiotropis Cleve (1)
Familia Stauroneidaceae Mann
Meuniera P.C. Silva (1)
Orden Thalassiophysales D.G. Mann
Familia Catenulaceae Mereschkowsky
Amphora Ehrenberg (6)
Orden Bacillariales Hendey
Familia Bacillariaceae Ehrenberg

Apéndice 2. Continuación.

Alveus Kaczmarska et Fryxell (1)
Bacillaria Gmelin (1)
Cylindrotheca Rabenhorst (1)
Cymatonitzschia Simonsen (1)
Fragilariopsis Hustedt (1)
Hantzschia Grunow (1)
Nitzschia Hassall (10)
Psammodictyon D.G. Mann (2)
Pseudo-nitzschia H. Peragallo et Peragallo (7)
Tryblionella W. Smith (1)
Orden Rhopalodiales Mann
Familia Rhopalodiaceae (Karsten) Topachevskyj et Oksiyuk
Rhopalodia Müller (1)
Orden Surirellales D.G. Mann
Familia Entomoneidaceae Reimer
Entomoneis Ehrenberg (2)
Familia Surirellaceae Kützing
Campylodiscus Ehrenberg (1)
Surirella Turpin (3)

División Dinophyta
Subdivisión Dinokaryota Fensome et al.
Clase Dinophyceae Pascher
Subclase Gymnodiniphycidae Fensome et al.
Orden Gymnodiniales Apstein
Suborden Gymnodiniineae Apstein
Familia Gymnodiniaceae (Bergh) Lankester
Akashiwo G. Hansen et O. Moestrup (1)
Amphidinium Claparéde et Lachmann (4)
Cochlodinium Schütt (4)
Gymnodinium Stein (18)
Gyrodinium Kofoid et Swezy (10)
Karenia G. Hansen et O. Moestrup (8)
Katodinium Fott (1)
Takayama de Salas, Bolch et Hallegraeff (1)
Torodinium Kofoid et Swezy (2)
Familia Polykrikaceae Kofoid et Swezy
Polykrikos Bütschli (2)
Familia Warnowiaceae Lindemann
Ceratoperidinium Margalef ex Loeblich III (1)
Erythropsidinium P.C. Silva (1)
Greuetodinium Loeblich III (1)
Nematodinium Kofoid et Swezy (1)
Warnowia Lindemann (5)
Familia incierta
Gynogonadinium Gómez (1)
Orden Ptychodiscales Fensome et al.
Familia Ptychodiscaceae Willey et Hickson
Subfamilia Ptychodiscoideae Willey et Hickson
Balechina Loeblich et Loeblich (1)
Ptychodiscus Stein (1)
Familia Amphitholaceae Poche
Achradina Lohmann (1)
Familia Brachydiniaceae Sournia
Brachydinum F.J.R. Taylor (1)
Asterodinium Sournia (1)
Subclase Peridiniphycidae Fensome et al.
Orden Gonyaulacales Taylor
Suborden Gonyaulacineae
Familia Gonyaulacaceae Lindemann
Subfamilia Cribroperidinioideae Fensome et al.
Lingulodinium Wall (1)
Protoceratium Bergh (2)
Subfamilia Gonyaulacoideae Lindemann
Gonyaulax Diesing (16)
Schuettiella Balech (1)
Spiraulax Kofoid (2)
Familia Ceratocoryaceae Lindemann
Ceratocorys Stein (4)
Suborden Ceratiineae Fensome et al.
Familia Ceratiaceae Willey et Hickson
Neoceratium Gómez, Moreira et López-García (69)
Suborden Goniodomineae Fensome et al.
Familia Goniodomaceae Lindemann
Subfamilia Goniodomoideae Lindemann
Goniodoma Stein (2)
Subfamilia Helgolandinioideae Fensome et al.
Alexandrium Halim (5)
Fragilidium Balech ex Loeblich (2)
Pyrophacus Stein (3)
Subfamilia Pyrodinioideae Fensome et al.
Pyrodinium Plate (1)
Familia Pyrocystaceae Apstein
Pyrocystis Murray ex Haeckel (5)

Apéndice 2. Continuación.

Suborden incierto (Gonyaulacales) Fensome et al.
Familia Heterodiniaceae Lindemann
Heterodinium Kofoid (2)
Familia incierta (Gonyaulacales, Suborden incierto) Fensome et al.
Peridiniella Kofoid et Michener (1)
Orden Peridiniales Haeckel
Suborden Heterocapsineae Fensome et al.
Familia Heterocapsaceae Fensome et al.
Heterocapsa Stein (1)
Suborden Peridiniineae Haeckel
Familia Peridiniaceae Ehrenberg
Subfamilia Calciodinelloideae Fensome et al.
Ensiculifera Balech ex Cox et Arnott (2)
Scrippsiella Balech ex Loeblich III (4)
Subfamilia Peridinioideae Ehrenberg
Peridinium Ehrenberg (1)
Familia Congruentidiaceae Schiller
Subfamilia Congruentidioideae Fensome et al.
Protoperidinium Bergh (62)
Subfamilia Diplopsalioideae
Diplopsalis Bergh (1)
Diplopsalopsis Meunier (2)
Familia Podolampaceae Lindemann
Blepharocysta Ehrenberg (1)
Podolampas Stein (4)
Orden incierto (Suborden Peridinnineae) Fensome et al.
Familia Oxytoxaceae Lindemann
Corythodinium Loeblich Jr. et Loeblich III (6)
Oxytoxum Stein (10)
Subclase Dinophysiphycidae Möhn ex Fensome et al.
Orden Dinophysiales Kofoid
Familia Amphisoleniaceae Lindemann
Amphisolenia Stein (2)
Familia Oxyphysiaceae Sournia
Oxyphysis Kofoid (1)
Familia Dinophysiaceae Stein
Dinophysis Ehrenberg (16)
Histioneis Stein (2)
Metaphalacroma Tai et Skogsberg (1)
Ornithocercus Stein (8)
Phalacroma Stein (15)
Subclase Prorocentrophycidae Fensome et al.
Orden Prorocentrales Lemmermann
Familia Prorocentraceae Stein
Prorocentrum Ehrenberg (13)
Clase Blastodiniphyceae Fensome et al.
Orden Blastodiniales Chatton
Familia Oodiniaceae Chatton
Oodinium Chatton (1)
Familia Cachonellaceae Silva
Dissodinium Klebs in Pascher (1)
Familia incierta
Chytriodinium Chatton (1)
Clase Noctiluciphyceae Fensome et al.
Orden Noctilucales Haeckel
Familia Kofoidiniaceae F.J.R Taylor
Kofoidinium Pavillard (3)
Spatulodinium J. Cachon et M. Cachon (1)
Familia Leptodiscaceae Taylor
Scaphodinium Kofoid (1)
Familia Noctilucaceae Saville-Kent
Noctiluca Suriray (1)
Pronoctiluca Fabre-Domergue (4)

División Heterocontophyta
Clase Dictyochophyceae Silva
Orden Dictyochales Haeckel
Familia Dictyochaceae Lemmermann
Dictyocha Ehrenberg (2)
Octactis Schiller (1)
Clase Raphidophyceae Chadefaud
Orden Chattonellales Throndsen
Familia Chattonellaceae Throndsen
Chattonella Biecheler (1)
Fibrocapsa Toriumi et Takano (1)
Clase Cryptophyceae Fritsch
Orden Chryptomonadales Engler
Familia Hillaceae Butcher
Hillea Schiller (1)

División Prymnesiophyta
Clase Prymnesiophyceae Hibberd
Orden Prymnesiales Papenfuss
Familia Phaeocystaceae Lagerheim
Phaeocystis Lagerheim (1)

Apéndice 2. Continuación.

Orden Coccosphaerales Haeckel
Familia Calciosoleniaceae Kamptner
Calciosolenia Gran (1)
Familia Coccolithaceae
Coccolithus Schwarz (1)
cf. *Umbilicosphaera* Lohmann (1)

División Chlorophyta
Clase Clorophyceae Christensen
Orden Chlorococcales Christensen
Familia Hydrodictyaceae Bourrelly
Pediastrum Meyen (2)

División Euglenophyta
Clase Euglenophyceae Schoenichen
Orden Euglenales Engler
Familia Euglenaceae Dujardin
Euglena Ehrenberg (1)
Familia Eutreptiaceae Hollande
Eutreptia Perty (1)

División Cyanophyta
Clase Cyanophyceae Chadefaud
Orden Chroococcales Agnagnostidis et Komámek
Familia Synechococcales Komámek et Agnagnostidis
Synechococcus Nägeli (1)
Familia Merismopediaceae Elekin
Synechocystis Sauvageau (1)
Orden Nostocales Cavalier-Smith
Familia Nostocaceae
Richelia Schmidt in Ostenfeld et Schmidt (1)
Orden Oscillatoriales Agnagnostidis et Komámek
Familia Oscillatoriaceae Agnagnostidis et Komámek
Trichodesmium Ehrenberg (2)

Phylum Zoomastigophora
Clase Choanoflagellidea
Orden Choanoflagellida
Choanoflagelado (1)



Acta Botanica Mexicana 100: 489-526 (2012)

YERBA DEL COYOTE, VENENO DEL PERRO: LA EVIDENCIA LÉXICA PARA IDENTIFICAR PLANTAS EN EL CÓDICE DE LA CRUZ BADIANO

Alejandro de Ávila Blomberg

Jardín Etnobotánico de Oaxaca,
Apdo. postal 367, Centro, 68000 Oaxaca, Oaxaca, México.
jetnobot@prodigy.net.mx

RESUMEN

La terminología botánica registrada en el Códice de la Cruz Badiano no ha sido estudiada desde el trabajo precursor de Garibay en 1964. Un análisis etimológico de los nombres de las plantas, sustentado en las investigaciones recientes sobre la fonología, gramática y la composición léxica del náhuatl clásico, nos permite proponer nuevas identificaciones para algunas especies ilustradas en el manuscrito, cotejándolas con las designaciones que reciben en las variantes nahuas contemporáneas mejor documentadas. La lista de plantas que podemos determinar de manera confiable, con base en la evidencia léxica, iconográfica y etnobotánica, deja entrever un patrón biogeográfico inesperado: el número de géneros con afinidad meridional supera con mucho a los taxa de distribución boreal. Inferimos por ello que buena parte del conocimiento farmacológico de las élites precolombinas se originó en las tierras bajas tropicales, como lo indican en forma análoga las materias primas vegetales y animales empleadas en las artes suntuarias. Esta línea de investigación, que relaciona la historia natural de México con la medicina tradicional y la cultura material de los pueblos indígenas, puede aportar nuevas pistas para esclarecer la historia temprana de la civilización mesoamericana. Para concluir, examinamos el papel que jugó el Códice, como primer texto botánico que se conservó del Nuevo Mundo, en los proyectos de la Academia de los Linceos y el curso de la ciencia occidental en el siglo XVII.

Palabras clave: afinidades biogeográficas, análisis léxico, Códice de la Cruz Badiano, historia cultural, nomenclatura botánica en náhuatl.

ABSTRACT

Botanical terminology recorded in Codex de la Cruz Badianus has not been studied since the precursory research by Garibay in 1964. An etymological analysis of the plant

names, based on recent work on the phonology, grammar and lexical composition of Classical Nahuatl, allows us to propose new identifications for some of the species illustrated in the manuscript, which we have compared with the designations they receive in the contemporary Nahua dialects that have been documented most extensively. The list of plant species that we can determine reliably, supported by lexical, iconographic and ethnobotanical evidence, sheds light on an unexpected biogeographic pattern: the number of genera of southern affinity exceeds by far the total taxa of boreal distribution. We infer thereby that a good part of the pharmacological knowledge of pre-Columbian elites originated in the tropical lowlands, as indicated in analogous manner by the raw materials derived from plants and animals employed in the sumptuary arts. This line of research, which relates Mexico's natural history to the traditional medicine and material culture of indigenous peoples, may provide new clues to clarify the early history of Mesoamerican civilization. To conclude, we examine the role played by the Codex, as the earliest botanical text to be preserved from the New World, in the projects of the *Accademia dei Lincei* and the course of western science in the 17th century.

Key words: biogeographic affinities, botanical nomenclature in Nahuatl, Codex de la Cruz Badiano, cultural history, lexical analysis.

INTRODUCCIÓN

En 1626, el cardenal Francesco Barberini, sobrino de Urbano VIII, encabezó una delegación papal a España. La embajada tenía como misión resarcir los daños que una guerra reciente había ocasionado a las relaciones diplomáticas entre la Santa Sede, España y Francia. La visita duró casi nueve meses, y el cardenal permaneció en Madrid de mayo a agosto como huésped de Felipe IV. Cassiano dal Pozzo, secretario de Barberini, mantuvo un diario del viaje. El 23 de junio, el cardenal y su séquito visitaron el jardín botánico privado de Diego de Cortavila y Sanabria, boticario del rey. Dal Pozzo anotó en su diario que Cortavila le obsequió a Barberini "[semillas de] varias plantas indias curiosas... y también un pequeño volumen de varios [remedios vegetales] simples indios, conteniendo sus ilustraciones y virtudes asociadas para la mayoría de los padecimientos del cuerpo humano" (Guerrini, 2009, pág. 20).

El libro obsequiado al cardenal era nada menos que el *Libellus de medicinalibus Indorum herbis* ('pequeño libro de yerbas medicinales indias'), compuesto en náhuatl por Martín de la Cruz y traducido al latín por Juan Badiano en 1552. No sabemos cómo había llegado a manos de Cortavila, pero podemos suponer que fue un regalo de Felipe II. Barberini lo llevó consigo de vuelta a Roma, donde lo

depositó en su biblioteca personal. En 1902, el antiguo acervo del cardenal pasó a la Biblioteca Vaticana, y en 1929 un investigador norteamericano, Charles Upson Clark, redescubrió allí el manuscrito, reconociendo de inmediato su importancia. A partir de esa fecha se publicarían una serie de ediciones facsimilares y varios estudios del "herbolario azteca" (Emmart, 1940; de la Cruz, 1964; Kumate et al., 1992, entre otros). Al visitar nuestro país en 1990, Juan Pablo II lo entregaría al pueblo de México. Actualmente se conserva en la Biblioteca Nacional de Antropología e Historia (Viesca y Ramos, 2012).

El Códice de la Cruz Badiano (C-B), como lo conocemos en México, es el texto médico y botánico más temprano que sobrevive del Continente Americano, y uno de los testimonios más sofisticados de las civilizaciones indígenas del siglo XVI. El manuscrito había sido preparado apresuradamente, en el lapso de solo dos meses, por encargo de Francisco de Mendoza, hijo del primer virrey de la Nueva España, quien dejó el cargo el año en que se escribió el librito. El autor, Martín de la Cruz, se desempeñaba como médico en el Colegio de la Santa Cruz en Tlatelolco, mientras que Juan Badiano, el traductor al latín, había estudiado en la misma institución, creada por los franciscanos en 1533 para educar a los nobles indígenas. Fray Bernardino de Sahagún, cuya obra aporta información cuantiosa acerca del conocimiento de las plantas en náhuatl, fue profesor y promotor principal del Colegio hasta su muerte. Los frailes habían solicitado los servicios de Martín de la Cruz tras la epidemia del **cocoliztli** en 1545, que mató a muchos de los estudiantes. Su puesto debe haber gozado de prestigio, pues el médico tenía la prerrogativa de montar a caballo para buscar las yerbas medicinales, un privilegio rara vez concedido a los indígenas. El hijo del virrey parece haberle encomendado el *Libellus* como un instrumento que legitimara las gestiones del mismo Francisco de Mendoza para obtener una licencia de Carlos V para exportar remedios vegetales y especias a Europa (Viesca, 1992). Una motivación adicional para redactarlo debe haber sido el interés porque la subvención real para el Colegio se renovara (Aranda et al., 2003), después de haber sido cancelada por los infundios del conquistador Jerónimo López y otros españoles para desprestigiar a la institución. Tristemente, no hay razón para creer que Carlos V haya conocido el pequeño códice, y Felipe II no parece haberle otorgado importancia.

LA INFORMACIÓN LÉXICA DEL CÓDICE

Los nombres que Martín de la Cruz dictó en náhuatl y las ilustraciones de las plantas que pintaron los tlacuilos han sido examinados por varios eruditos mexica-

nos, norteamericanos y europeos en distintas disciplinas desde 1939. No obstante el volumen de trabajos dedicados al documento, su análisis lingüístico y botánico sigue inconcluso. El manuscrito no ha sido estudiado desde la perspectiva de la teoría etnobiológica contemporánea. Falta relacionar de manera exhaustiva la información que contiene con otras fuentes tempranas en náhuatl, y sobre todo con los datos etnográficos recabados en el siglo XX y estas últimas décadas, que pueden iluminar no solo la identidad de plantas, animales y minerales específicos representados o mencionados en el Códice, sino la naturaleza del cuerpo de conocimiento que lo subyace.

Emily Walcott Emmart (1940) dio a conocer una serie completa de traducciones al inglés de los términos en náhuatl del C-B; sus interpretaciones, con frecuencia erradas, delatan una comprensión rudimentaria de esta lengua. Una generación más tarde, Ángel María Garibay (1964) publicó un análisis de los nombres botánicos, glosándolos en español, pero varias de sus traducciones son parciales y algunas nos parecen equivocadas, como hemos tratado de mostrar en nuestras notas etimológicas (de Ávila, 2009; Clayton y de Ávila, 2009). En el medio siglo transcurrido desde entonces, hemos alcanzado un entendimiento más sofisticado de las sutilezas de la fonología, la gramática y la composición léxica del náhuatl del Valle de México en el siglo XVI, gracias en buena medida a los investigadores norteamericanos que han trabajado intensivamente en los archivos coloniales de México y España (especialmente Andrews, 1975). Un desglose explicativo de morfema en morfema de cada uno de los términos indígenas en el Códice excedería los límites de esta publicación, pero transcribiremos de manera estandarizada los nombres de plantas que citaremos en este trabajo, marcando la delimitación de cada raíz en los vocablos compuestos para dilucidar la etimología. Por economía tipográfica, solo mostraremos el análisis morfémico la primera vez que citemos un término.

La cantidad vocálica es un rasgo de la fonología del náhuatl que distingue palabras como **toca**, ‘seguir’, y **tōca**, ‘enterrar, sembrar’. Aunque pocos académicos mexicanos las señalan hoy día, es útil marcar las vocales largas para aclarar la etimología y con ello el sentido literal de los nombres de plantas. Antonio del Rincón, Horacio Carochi y otros jesuitas entrenados por ellos, quienes estudiaron el náhuatl en la segunda mitad del siglo XVI y la primera del XVII, utilizaron por primera vez los diacríticos para indicar la cantidad vocálica y las oclusiones glotales. Emplearon un macron (por ejemplo, **ā** en **ācatl** 44r [este número indica que la planta fue ilustrada en el folio 44 recto del C-B, es decir, por el lado frontal de esa hoja]) para distinguir las vocales largas de sus contrapartes breves; seguiremos aquí esta convención ortográfica, como lo hacen por lo general los investigadores norteamericanos y eu-

ropeos. Indicaremos con un asterisco los términos donde la cantidad vocálica no es atestiguada en las fuentes que hemos consultado.

Asignar este rasgo fonológico a los términos botánicos es muchas veces un proceso de reconstrucción que combina el análisis etimológico con nuestro conocimiento de la cantidad vocálica de las raíces nahuas. La forma **tememetla** que anotó Badiano, por ejemplo, la interpretamos como un compuesto de **te**[**tl**], 'piedra', y **metla**[**tl**], 'metate', donde la primera sílaba de la segunda raíz fue duplicada para denotar que el nombre se refiere a algo semejante al implemento para moler. El diccionario de Molina (1571) confirma que este compuesto tenía el significado de 'molleja', lo cual nos parece congruente con las hojas anchas, carnosas y redondeadas de la planta que ilustró el tlacuilo; transcribimos por ello el nombre como **te-mē-metla**. Suponemos que 'molleja' era una designación metafórica por el aspecto de esa especie suculenta. Garibay (1964), en cambio, analizó la etimología de este término como **te-mē-me-tlah**, 'lugar de magueyes de piedra', cuya transcripción varía poco de la anterior pero implica una composición léxica implausible, en nuestra opinión, pues no hemos encontrado designación de planta alguna en el extenso *corpus* nahua que muestre la forma de un topónimo. Un rasgo fonológico adicional interviene ocasionalmente en las reconstrucciones etimológicas: el náhuatl clásico genera vocales dobles en algunos contextos, que se diferencian de las vocales largas y que son transcritas convencionalmente como **aa**, **ōō**, etc.

Nos basamos en Andrews (1975), Karttunen (1983) y Amith (comunicación personal, 2012) para transcribir y analizar la nomenclatura botánica en el Códice, y no reparamos en procesos fonológicos regulares que se dan en los términos compuestos, como -**ch**- + -**y**- que se asimilan como -**chch**-, o las nasales que se acoplan al punto de articulación de la consonante que sigue: -**n**- + -**p**- > -**mp**-; -**m**- + -**t**- > -**nt**-. La variación dialectal dentro del náhuatl clásico explica otras divergencias entre las transcripciones etimológicas que ofrecemos aquí y las formas registradas en el C-B, verbigracia **cōā**- vs. **cohua**-, 'víbora'. Glosas más fieles de los términos indígenas y una mejor comprensión del idioma refinado de Martín de la Cruz no solo nos ayudarán a determinar algunas especies enigmáticas o mal identificadas del Códice, sino que pueden revelar vínculos semánticos con nombres botánicos que a primera vista no parecen estar relacionados en los escritos de Sahagún y Hernández.

El estudio comparativo de estas fuentes tempranas nos lleva a cuestionar las diferencias que percibimos en la habilidad y la experiencia de los tlacuilos que ilustraron el C-B. Valdés et al. (1992) observaron que por lo menos dos personas pintaron las figuras, al advertir diferencias estilísticas en las imágenes. Debe ser factible, bajo una inspección cuidadosa del original, constatar cuántas manos participaron en

el dibujo de las plantas, de la misma forma como ha sido diferenciada la letra de dos escribanos en la copia hecha en Roma en el siglo XVII que se conserva en Windsor (Guerrini, 2009). Es poco probable que a los tlacuilos les fueran familiares todas las plantas que conocía el médico de Tlatelolco. Más allá de su talento como artistas, hay un gradiente muy amplio de precisión en las ilustraciones del manuscrito, de figuras bastante verosímiles como el **huacal-xōchitl** (18v, es decir, folio 18 [re]verso) a representaciones más bien fantasiosas como el **tōnal-xōchitl** (38r). Si logramos distinguir los pinceles que intervinieron en el Códice, quizá podamos juzgar cuál de ellos tenía el conocimiento más limitado de las plantas, para considerar su obra con menos candor.

Nos parece que se ha dado crédito excesivo a los rasgos morfológicos de las imágenes (por ejemplo, hojas opuestas o alternas), cuando queda claro que los dibujantes trazaron esos caracteres de manera inconsistente, al menos en algunos casos (Clayton y de Ávila, 2009). Podemos ilustrar la poca fiabilidad de buena parte de esos rasgos en el **huī-huitz-yoh cochī-z-xihuitl** (13v), donde la evidencia léxica y etnográfica indican que se trata de *Mimosa pudica* L., especie con frondas bipinnadas, pero los artistas delinearon hojas enteras al pintar la planta. Valdés et al. (1992), así como Miranda y Valdés (1964), asignaron a varias plantas en el C-B a familias botánicas específicas basándose en los caracteres morfológicos de los dibujos, principalmente. Un entendimiento más sofisticado de las convenciones artísticas seguidas por los tlacuilos, así como sus tendencias estilísticas individuales, puede inducirnos a dar mayor énfasis a la información lingüística y terapéutica para identificar las especies que intentaron representar.

Al identificar las plantas del Códice, Valdés et al. (op. cit.) citan muchos datos etnobotánicos de la obra de Maximino Martínez (Martínez, 1979), quien a su vez retoma a Ramírez y Alcocer (1902) y otras fuentes del siglo XIX y principios del XX. Debemos usar el *Catálogo de nombres vulgares y científicos de plantas mexicanas* con cautela porque dichos autores no registraron de manera sistemática dónde habían recogido su información; los términos indígenas fueron transcritos muchas veces en forma tentativa y con frecuencia aparecen distorsionados. Es evidente que algunos nombres nahuas extraídos de esas fuentes son antiguos, tomados indirectamente de Hernández (reproducido en parte por Ximénez en 1615, con base en el manuscrito de Recchi, y copiado a su vez por Navarro en 1801), aunque pareciera que Ramírez y Alcocer, y a su vez Martínez, consignaban designaciones vigentes al momento de escribir. Ejemplo de ello es el **cuauh-huītzitzil-xōchitl** (39r): Martínez atribuye los nombres **huītzil-xōchitl** y **huītzitzil-tzin** a Querétaro (donde el náhuatl probablemente nunca fue lengua nativa y donde no parece haberse hablado después

del periodo colonial), citando a Ramírez y Alcocer. Ellos a su vez deben haber tomado esos datos de Navarro, quien vivía en Querétaro e ilustró tanto un **huītzilxōchitl** como un **huītzitzilxōchitl**, seguramente tomados de Hernández. Es difícil muchas veces juzgar a partir de Martínez y Ramírez y Alcocer cuáles denominaciones botánicas indígenas seguían en uso a la fecha de su publicación.

La investigación en curso de Jonathan Amith (Amith, 2004) en la cuenca alta del Balsas en Guerrero, y más recientemente en la Sierra Norte de Puebla, nos ofrece un *corpus* muy vasto de información etnobiológica en dos lenguas nahuas vivas. Proyectos paralelos sobre otras variantes contemporáneas nos permitirían rastrear la historia fonológica y semántica de elementos léxicos específicos. Urge documentar la nomenclatura de la naturaleza en los dialectos más próximos a la ciudad de México, como los de Milpa Alta al sur, San Jerónimo Amanalco y otros pueblos de la sierra de Texcoco al oriente, y Coyotepec al norte, que representan hoy las formas más afines al habla de Martín de la Cruz, y que enfrentan la extinción de manera inminente. Junto con las pesquisas etnobotánicas entre otros grupos mesoamericanos, esta línea de trabajo seguramente nos permitirá profundizar nuestra visión del conocimiento de las plantas en la civilización mexica en el siglo XVI. Podemos anticipar que varias de las especies hoy ignotas en el C-B serán identificadas cuando investigadores interdisciplinarios familiarizados con los estudios etnográficos reexaminen el manuscrito, cotejándolo con la información disponible en las obras de Hernández, Sahagún, Molina y otros autores tempranos.

Las discrepancias entre plantas designadas con el mismo nombre en náhuatl por Martín de la Cruz y Francisco Hernández, pero que representan especies distintas, explican en parte por qué el Códice y su copia romana cayeron en el olvido durante tres siglos (Guerrini, 2009). Es probable que algunas disparidades se deban a la variación regional del náhuatl, como grupo de lenguas cercanamente emparentadas. El Gobierno Federal reconoce actualmente treinta variantes nahuas vigentes, que deben ser tratadas como lenguas distintas para fines educativos, judiciales y administrativos (Catálogo de las Lenguas Indígenas Nacionales, (Anónimo, 2008)). La diferenciación interna del náhuatl no comenzó con la conquista española; ya tenía una larga historia de divergencia (Kaufman, 2001) antes de que fuera acelerada por el colapso demográfico y el aislamiento regional durante el virreinato. Hernández emprendió largos viajes en el centro y sur de México, y debe haber encontrado distintos dialectos nahuas, que probablemente empleaban nombres disímiles para algunas de las mismas especies de plantas. En forma inversa, algunos de los mismos nombres, derivados del léxico proto-nahua, habrán sido usados para especies diferentes creciendo en los hábitats ecológicamente contrastados de los diversos grupos

nahuas. Muchas de las comunidades visitadas por el médico hablaban el náhuatl como segundo idioma, una *lingua franca* para el comercio y la administración que a duras penas habrá entendido el grueso de la población. Incluso en las zonas donde el náhuatl era la lengua materna de sus informantes, es probable que diferentes personas en la misma localidad hayan empleado en algunos casos nombres distintos para la misma especie, como lo ha documentado recientemente Amith (comunicación personal, 2012) en diversos pueblos de la cuenca alta del Balsas en Guerrero y la Sierra Norte de Puebla. Este escenario lingüístico complejo seguramente se ve reflejado en el extenso acervo reunido por Hernández, que pide un examen etimológico actualizado.

CATEGORÍAS NOMINALES Y TEORÍA ETNOBIOLÓGICA

El C-B ha sido abordado como fruto de un cuerpo monolítico de conocimiento, la ciencia botánica de los terapeutas indígenas del siglo XVI, pero nos queda claro hoy día que las distinciones de género o sexo, la variación individual y las inconsistencias en el habla de una comunidad a otra son rasgos generalizados en todos los sistemas tradicionales de conocimiento de la naturaleza. Las categorías *folk* se enfocan usualmente en especies prototípicas, rotuladas con frecuencia como el X 'verdadero', 'bueno' o 'sagrado', mientras que plantas similares en su morfología, que pueden carecer de parentesco desde la óptica linneana, son incorporadas al dominio de X y son nombradas también 'X', 'pariente de X' o 'afín a X' (Berlin, 1992). Más aun, la clasificación y nomenclatura en varias lenguas mesoamericanas, incluyendo el náhuatl, exhiben categorías definidas culturalmente que reúnen y etiquetan con el mismo vocablo especies pertenecientes a familias biológicas distintas con base en su uso práctico o significado ritual (de Ávila, 2004; de Ávila, 2011). Se ha documentado también en varias regiones del mundo cómo los individuos dentro de una comunidad de hablantes difieren notablemente en su familiaridad con el medio natural; algunos de ellos, como chamanes y terapeutas, mantienen con frecuencia conocimientos y vocabularios especializados de las plantas, hongos y animales. Nos parece poco plausible que los dibujantes del Códice conocieran todas las especies que se les pidió ilustrar, y probablemente tomaron como referencia descripciones verbales o representaciones esquemáticas que les habrá proporcionado Martín de la Cruz. Cuando los remedios provenían de zonas distantes, como el **tlapal-cacahuatl** (38v) y el **cacahua-xōchitl** (53v), el médico y los tlacuilos habrán reconocido fácilmente sus frutos maduros y sus flores, pero quizá nunca vieron un árbol de pie.

Las incongruencias entre el C-B y el tratado de Hernández parecen verse agravadas por el conocimiento idiosincrático del sabio tlatelolca, que podemos advertir en las plantas rotuladas con frases descriptivas, más que nombres genéricos que pudieran compartirse ampliamente. La experiencia personal del médico indígena es atestiguada por el texto en latín del Códice, donde parece reticente a dar un nombre en náhuatl: *...et alius herbae radice cuius culmen est puniceu*[*m*] *et parvus teres...*; "...y la raíz de otra yerba, la punta de la cual es roja amoratada, y pequeña [y] redondeada..." (20r). Para destacar las contribuciones originales de Martín de la Cruz, conviene distinguir cuatro clases de términos botánicos en el C-B:

1. Nombres primarios para géneros *folk* (en el sentido de Berlin, 1992), que no podemos analizar etimológicamente, donde es más probable que la mayoría de los hablantes los hayan reconocido y que perduren como cognados en las lenguas nahuas modernas, como **cīmatl** (49r), **īlīn** (46v), **tlatzcan** (47v) y **xomalin*** (59v). Llama la atención que los términos primarios, que son escasos en el manuscrito, se concentren en sus últimas páginas.

2. Nombres compuestos, también a nivel de género *folk*: **ez-pahtli** (20r), **huitz-quilitl** (8v, 41r), **mātlal-xōchitl** (10v), **mazā-yēlli** (14v), etc.

3. Nombres para especies y variedades *folk* (*sensu* Berlin, 1992), constituidos por un término genérico y uno o más epítetos calificativos (que pueden formar un compuesto con la raíz principal), una clase con menos probabilidad de difundirse entre muchos hablantes: **chichīc te-xcal-āmatl** (43v), **cuauh-tlah xō-xocoyōlin** (8r, 19v), **huī-huitz-yoh cochiz-xihuitl** (13v), **tepē-pāpālō-quilitl** (56r), etc.

4. Frases descriptivas, que pueden haber sido acuñadas por el mismo Martín de la Cruz, y que difícilmente se habrán compartido con varios hablantes, ni se preservarán en las variantes contemporáneas: **xihuitl tōnal-co mo-chīhua ahhuach-yoh** (9v), **tlah-chinōl-pan ixhua xihuitl** (25r). Parece significativo que el primero de estos ejemplos se haya traducido al latín en el texto del Códice, mientras que el segundo fue omitido.

Las denominaciones de la cuarta categoría son las más interesantes para entender la historia posterior del C-B, pues resaltan su inconsistencia con los materiales de Hernández. Parecen revelar también tensiones al interior de la ciencia dentro de la cual operaba Martín de la Cruz. Queremos leer estas frases como evidencia de que él usaba algunas plantas no consagradas por la farmacopea tradicional. Si nuestro argumento se sostiene, tenemos aquí la impronta de una voluntad de experimentar, la huella de la iniciativa intelectual de un individuo más allá de la práctica convencional de su gremio. No debemos dramatizar demasiado este punto, cimentado en unas cuantas frases, pero su presencia en el manuscrito parece tener implicaciones

teóricas importantes. Palpamos aquí los límites de un sistema de conocimiento, rico pero fragmentario, de una biota tropical, donde era imposible en términos prácticos nombrar a todos los organismos. Como veremos más adelante, los académicos europeos que examinaron con detenimiento el Códice en el siglo XVII quedaron perplejos ante esa aparente irregularidad.

Factores de carácter sociológico pueden explicar diferencias adicionales entre el C-B y otras fuentes tempranas de información etnobotánica en náhuatl. Ha habido poca discusión del contexto social dentro del cual tuvo lugar la praxis médica registrada en el Códice. Las recetas con gemas molidas (jade, coral, perlas), plantas exóticas de los bosques de niebla (**mā-c-pal-xōchitl** 33r) y de las tierras bajas húmedas (**meca-xōchitl** y **huēi-nacaztli** en 56v, etc.), e ingredientes raros de origen animal (como la piedra bezoar de distintas aves de rapiña), seguramente caros y difíciles de conseguir todos ellos, indican que la clientela de Martín de la Cruz pertenecía a la aristocracia indígena. Él mismo es identificado como “indio principal” en la merced que le hizo el virrey de Mendoza para montar una jaca (Aranda et al., 2003). Podemos suponer, además, que escogió los remedios más refinados que conocía para describirlos e ilustrarlos en el C-B, puesto que el manuscrito estaba destinado al rey de España. Un macehual difícilmente podría haber costeado semejante medicina. Este sesgo elitista explica tal vez la insistencia en las formas ‘preciosas’ de algunas plantas en el manuscrito, como **quetzal-ā-huexōtl** (57v), **quetzal-īlīn** (39r), **quetzal-mizquitl** (49r) y otras más. Puede aclarar también la ausencia en el Códice de algunas especies comunes en el Valle de México que se usan mucho como remedio hoy día y que probablemente tienen una larga historia curativa entre campesinos y proletarios, como el **epa-zōtl** (*Dysphania ambrosioides* (L.) Mosyakin & Clemants), **ichpoli*** (*Pinaropappus roseus* (Less.) Less.), **metl** (*Agave* spp.), **tzon-potōnic** (*Gnaphalium* spp.) y **xōmētl** (*Sambucus nigra* L.).

DETERMINACIÓN DE ALGUNAS PLANTAS A PARTIR DEL LÉXICO

La mención de las especies nativas de la Cuenca de México de interés farmacológico que omitió Martín de la Cruz nos lleva a una revisión de todas las plantas ilustradas en el *Libellus*. Con base en nuestro análisis etimológico (de Ávila, 2009), complementado con datos etnográficos, proponemos las siguientes identificaciones para quince nombres que dictó el médico de Tlatelolco, y que son determinaciones nuevas o difieren de las identificaciones publicadas con anterioridad (principalmente Miranda y Valdés, 1964 y Valdés et al., 1992). Hemos señalado en un trabajo

previo las determinaciones taxonómicas ofrecidas por otros autores para todas las especies ilustradas en el Códice (Clayton y de Ávila, 2009); citaremos aquí solo las que se refieren a las plantas en comento:

1. **huitz-cōlohtli** (20r), 'espina-objeto curvo'. Molina (1571) traduce este término como 'varas espinosas'. Los cognados de este nombre designan hasta la fecha a diversos arbustos espinosos fuera de la familia de las leguminosas: González Rodrigo (1993) registró **huitzcolotl** para *Berberis moranensis* Schultes & Schultes f. en Santa Catarina del Monte, en la sierra de Texcoco, donde la planta es usada como remedio. Rojas (sin fecha) reporta **cuahuixcoloctli** (cuya ortografía suponemos representa **cua-huitzcōlohtli**) para *Randia echinocarpa* Mociño & Sessé ex DC. en Xoxocotla, Morelos. Algunos colaboradores de Amith (comunicación personal, 2012) nombraron **āwitskolohtli** a *Sideroxylon celastrinum* (Kunth) Penn. en Totolcintla, y **āwiskólotlí** a *Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg. en San Agustín Oapan, comunidades ambas en la región del alto Balsas en Guerrero. Martínez (1979) cita "huiscolote" para *Pisonia aculeata* L. en Puebla, "huizcolote" para *Lycium schaffneri* A. Gray ex Hemsl. y "bizcolote" para *Condalia mexicana* Schldl.; estas dos designaciones fueron recogidas por Rzedowski en Guadalcázar, San Luis Potosí. Hasta donde hemos podido averiguar, ninguno de los autores que han identificado plantas en el C-B ha considerado la posibilidad que la ilustración en 20r pueda representar alguna especie de berberidácea, ramnácea o rubiácea: Reko (1947) propuso un *Solanum*, que Miranda y Valdés (1964) descartaron sin ofrecer una alternativa, mientras que Valdés et al. (1992) señalaron la designación actual de *Pisonia aculeata* L. como **huitzcocolotl**, pero desestimaron la posibilidad que el médico de Tlatelolco se refiriera a esa planta por su aspecto marcadamente distinto del dibujo en el manuscrito. Ciertos taxa en los géneros *Berberis*, *Condalia* y *Lycium* tienen frutos pequeños globulares que varían de rojo a negro, que pueden haber sido ilustrados por los tlacuilos del Códice en vez de las flores, como se ha pensado. *Celtis*, *Lycium*, *Pisonia*, *Randia* y *Sideroxylon* parecen estar ausentes en el Valle de México, pero *Berberis* y *Condalia* están representados ambos por dos especies (Espinosa Garduño, 2001; Fernández Nava, 2001). Nos inclinamos a pensar que Martín de la Cruz tenía en mente una especie de *Berberis*, dado que el nombre náhuatl y el uso terapéutico de ese género sobreviven en la sierra de Texcoco.

2. **tzī-tzic-tōn** (27v), 'chiclillo'. Valdés et al. (op. cit.) identificaron a esta planta como *Gymnosperma glutinosum* (Spreng.) Less., siguiendo a Reko (op. cit.), quien interpretó el término nahua como un compuesto a partir del verbo **tzicoā**, 'asir o pegar algo a otra cosa' (Molina, 1571). Reko propuso que la designación puede glosarse en español como 'pegajosa', uno de varios nombres como se conoce a dicha

compuesta en el centro del país. Sin embargo, la derivación de sustantivos verbales en náhuatl (Andrews, 1975) contradice el análisis etimológico de Reko; creemos que la planta ilustrada en el C-B corresponde a alguna especie de *Asclepias*. Stevens (2001) reporta que *Asclepias notha* W.D. Stevens tiene una distribución extensa en la Cuenca de México, y Fernández et al. (2008) documentan el uso de esa especie para hacer chicle en el centro-sur del país. Moerman (1998) registra el uso medicinal de diversas especies de este género entre los grupos indígenas de Norteamérica; *Asclepias crispa* Bergius se ha usado como estimulante cardiaco en Sudáfrica (Mabberley, 2008), y *Asclepias glaucescens* Kunth contiene glicósidos que producen un aumento de la fuerza y la frecuencia de las contracciones en aurículas aisladas de cobayo (Biblioteca Digital de la Medicina Tradicional Mexicana (Anónimo, 2009, monografía 7893)), efectos farmacológicos que parecen significativos en relación con la receta de Martín de la Cruz que incorpora al **tzītzictōn** para tratar el dolor de pecho.

3. **itzcuin-pahtli** (27v), 'perro-remedio/veneno'. Con base en las ilustraciones en el *Libellus* y en la obra de Francisco Hernández, Miranda y Valdés (1964) propusieron que este nombre probablemente designaba a *Plumbago pulchella* Boiss.; Valdés et al. (op cit.) consideraron verosímil esa identificación, pero agregaron que podría tratarse de alguna poligalácea. El término en náhuatl sobrevivió por lo visto en el sur de Puebla para designar a *Roldana ehrenbergiana* (Klatt) H. Robins & R.D. Brettell (de Ávila, 1999), que no se asemeja a la planta ilustrada en el C-B. Las calcas al español "yerba del perro" y "mataperros" aparecen por todo México para denominar a por lo menos catorce especies que pertenecen a diversas familias botánicas (Martínez, 1979). Rzedowski (2001a) registra "veneno de perro" y "hierba del perro" como nombres locales en el Valle de México para *Solanum cervantesii* Lag., que tiene hojas lanceoladas y frutos pequeños globosos que oscurecen conforme maduran, como lo muestra la pintura del tlacuilo. Algunas especies de este género son empleadas como remedio y otras como insecticida en diversas zonas del mundo (Mabberley, 2008). Pensamos que la evidencia lingüística, iconográfica y farmacológica hace probable la identificación del **itzcuinpahtli** como la solanácea referida.

4. **ēlō-zacatl** (31v), 'elote-zacate'. Reko (op. cit.) sugirió que la "gramínea diurética, con porretas como trigo, según Sahagún", podía ser alguna especie de *Cynodon*, propuesta aceptada por Miranda y Valdés (op. cit.). Valdés et al. (op. cit., pág. 151) rechazaron esa identificación y concluyeron que la ilustración del *Libellus* probablemente representa a un *Rumex* "por las hojas verticiladas, lanceoladas y la presencia de unas estructuras oscuras en su base a manera de ocreas". Creemos que el **ēlōzacatl** es un equiseto precisamente por las hojas verticiladas y los anillos oscuros

en los tallos (formados por los micrófilos) que hicieron notar Valdés y sus colaboradores, y porque los estróbilos semejan pequeños elotes. El género *Equisetum* tiene una distribución extensa en el centro y sur de México, es usado en la medicina tradicional en varias zonas del país para tratar padecimientos renales y aflicciones de las vías urinarias (Biblioteca Digital de la Medicina Tradicional Mexicana (Anónimo, 2009, monografía 7166)), y su fitoquímica y farmacología están bien documentadas en otras regiones del mundo (Singh Sandhu et al., 2010).

5. **cōā-nenepīlli** (34r), 'víbora-lengua'. Valdés et al. (op. cit.) reconocieron que este nombre nahua se ha consignado para varias especies de *Passiflora*, *Dorstenia*, *Boerhaavia* y *Potentilla*, pero la semejanza aparente de la ilustración en el C-B con *Dahlia coccinea* Cav., y en particular las hojas tripinnadas, los convencieron que se trata de esa especie. Dicha planta es conocida hoy día como **tekpin-xōchitl**, 'pulga-flor', en la zona del Balsas (Amith, 2004), y recibe otros nombres en otras comunidades nahuas, pero no hemos encontrado entre ellos cognado alguno de la designación que dio Martín de la Cruz. Tampoco parece haber evidencia experimental de la acción de compuestos extraídos de alguna *Dahlia* para curar padecimientos urinarios. Martínez (1979) recogió **cuanenepile** como el nombre de *Passiflora jorullensis* en Teloloapan, comunidad de habla náhuatl en Guerrero. La especie se distribuye de Nayarit a El Salvador; no forma parte de la flora de la Cuenca de México, donde se han documentado otros tres taxa de ese género. Los tres estilos al centro de la flor forman una Y que recuerda una lengua bífida, imagen que refuerzan sus hojas bilobuladas. Esta pasionaria, con su corona roja distintiva, o la especie similar *P. mexicana* Juss., parecen ser la planta que el tlacuilo quiso representar en el Códice. Al menos una especie de este género es empleada en la medicina naturopática para relajar contracciones en el tracto urinario y aliviar cólicos renales (Ocampo et al., 2008), una aplicación congruente con la receta del C-B que involucra a esta planta, recomendada por Martín de la Cruz para tratar obstrucciones uretrales.

6. **coyō-xihuitl tla-ztal-ēhua-l-tic** (35r), 'coyote-yerba rosada'. Con base en la ilustración del *Libellus*, Reko (op. cit.) identificó esta planta como *Loeselia mexicana* (Lam.) Brand., mientras que Miranda y Valdés (op. cit) consideraron más probable que la figura represente a alguna *Salvia* por las flores bilabiadas dibujadas con dos estambres, propuesta que retomaron Valdés et al. (op. cit.). La "hierba del coyote", traducción al español de **coyōxihuitl**, nombra a dos especies que son comunes en el Valle de México: *Euphorbia furcillata* HBK (Calderón, 2001a) y *Polanisia uniglandulosa* (Cav.) DC (Calderón, 2001b). Esta última tiene estambres rojos sobresalientes, que vistos contra los pétalos blancos hacen que la inflorescencia parezca rosada; se reporta que tiene propiedades antiparasitarias, estimulantes, eupépticas y

rubefacientes (Díaz, 1976), lo que parece ser consistente con el uso medicinal descrito en el C-B para aliviar padecimientos del ano.

7. **cuauh-pōc-yetl** (35v), 'arbóreo-humo-tabaco'. Reko (op. cit.) aventuró que esta designación, que interpretó a la ligera como "tabaquillo que ofusca la cabeza", se refería tal vez a alguna especie de *Schkuhria*. A falta de flores, Miranda y Valdés (op. cit.) consideraron difícil identificar la planta ilustrada por el tlacuilo. En su Materia Medicinal (Figueroa, 2000), Hernández atestiguó la forma hispanizada "poquietes", cañuelas rellenas de tabaco que se fumaban en México en el siglo XVI. La planta representada con este nombre en el Códice puede ser una especie de *Chusquea*, cuyos tallos habrán servido quizás como boquillas para fumar. Las hojas lineares y los tallos de color pajizo pintados por el tlacuilo parecen reforzar esta interpretación. Los restos arqueológicos de cañas de *Phragmites* llenas de tabaco para fumar están bien documentadas en el suroeste de los Estados Unidos de Norteamérica (Adams, 1990), donde parecen haber sido adoptados como una innovación mesoamericana. Consideramos tentativa esta determinación como *Chusquea* y no la incluiremos en nuestra discusión más adelante.

8. **tzī-tzic-tōn** (36v), 'chiclillo'. Reko (op. cit.) propuso que la segunda planta ilustrada bajo este nombre en el *Libellus* representa también una asterácea, no identificable en este caso. Miranda y Valdés (op. cit.) hacen notar que Francisco Hernández ilustró una compuesta bajo el nombre de **tzitziqui** y suponen que la figura en 36v del C-B se refiere de igual manera a alguna planta de esa familia, pero **tzitziqui** es un término purépecha, no náhuatl. Como el **tzītzictōn** en 27v, creemos que esta es otra especie del género *Asclepias*. Lo que ha sido interpretado como flores de disco rojas al centro de las cabezuelas de una compuesta probablemente representa las yemas florales rojizas de una apocinácea. Estas, y las hojas angostas y alargadas, se asemejan más a *Asclepias linaria* Cav., a nuestro parecer, que la ilustración del **te-zon-pahtli** en 8v, que ha sido adscrito a esa especie. Para respaldar nuestra determinación, cabe citar de nuevo a Fernández et al. (2008), quienes han documentado que el látex cocido de *Asclepias notha* W.D. Stevens se mastica a manera de chicle y se nombra como tal en el centro/sur del país. Mabberley (2008) reporta también que los pueblos indígenas de California preparaban una goma de mascar de *Asclepias eriocarpa* Benth. El sufijo derogativo **-tōn** en el nombre náhuatl parece indicar que la *A. linaria* misma no servía para hacer chicle, pero se reconocía como pariente de una especie que proveía ese deleite.

9. **totōn-qui xōchitl** (38r), 'caliente/calentura flor'. Reko (op. cit.) propuso que la primera de las dos ilustraciones bajo ese nombre en el mismo folio del Códice es "con toda seguridad" una especie de *Ipomoea*, y la segunda "posiblemente"

también. Miranda y Valdés (op. cit.) consideraron que la primera representa "con bastante exactitud" las flores características de dicho género, pero que la segunda podría ser de igual manera un *Exogonium*, un grupo cercanamente emparentado que hoy día es referido a *Ipomoea*. Valdés et al. (op. cit.), en cambio, opinan que fue un error identificar al segundo **totōnqui xōchitl** como una convolvulácea y proponen que las corolas rojas y las estructuras amarillas dibujadas por el tlacuilo, que podrían representar "el estigma dos veces bífido" del género *Cordia*, corresponden a *C. sebestena* L., cuyo fruto se usa para reducir la fiebre. Sin embargo, no hemos encontrado atestación alguna en la literatura histórica y etnográfica que relacione a una especie de *Cordia* con el nombre indígena. Creemos que el pintor quiso figurar una *Ruellia* como segundo **totōnqui xōchitl** en el C-B, con las flores monopétalas infundibuliformes y lobuladas que caracterizan al género. Al menos dos especies de *Ruellia*, llamadas *hierba de la calentura*, se usan como remedio en México (Biblioteca Digital de la Medicina Tradicional Mexicana (Anónimo, 2009)), monografía 7615; Arellano et al., 2003). Tres especies del género crecen silvestres en el Valle de México (Ramamoorthy, 2001).

10. **cōā-xocotl** (38v), 'víbora-fruta agridulce'. Reko (op. cit.) creyó que este nombre se refería a una especie de *Crataegus*, y que la ilustración representaba a un manzano con dos serpientes "con referencia al mito bíblico". Miranda y Valdés (op. cit.) descartaron esa interpretación, sin proponer una alternativa. Valdés et al. (op. cit.) identificaron esta planta como *Rauvolfia heterophylla* Willd. ex Roem. & Schultes, que es tóxica y contiene varios compuestos con acción farmacológica, como otras especies del género. Hicieron notar que la planta es llamada actualmente "comida de víbora", y que el tlacuilo dibujó a las dos serpientes devorando sus frutos. "Fruta de víbora" es solo uno de diecinueve nombres citados por Martínez (1979) para distintas especies de ese género, y fue registrado en una localidad muy distante: Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. No está claro dónde encontraron Valdés et al. la denominación "comida de víbora". Nos parece más probable que la ilustración en el C-B represente un *Physalis* no cultivado, género del cual por lo menos dos especies son nombradas "tomate de culebra" hoy día (Martínez, ídem), y se han reportado diez taxa en la flora de la Cuenca de México (García, 2001). Están bien documentados varios usos medicinales y efectos farmacológicos para diversas especies de *Physalis* (Franco et al., 2007 y Soares et al., 2006, entre otros estudios).

11. **teō-ez-cuahuitl** (38v), 'sagrado-sangre-árbol'. Con base solamente en la similitud entre este dibujo y el **cōāxocotl**, Valdés et al. (op. cit.) consideraron que podría tratarse de la misma especie de *Rauvolfia*. Pensamos que esta entrada del Códice se refiere a *Croton draco* Schldl. & Cham., conocido hoy como "sangre de

drago", "llora sangre", etc. Martínez (1979) registró el nombre náhuatl **escuahuitl** citando a Rzedowski, quien debe haberlo recogido en la Huasteca potosina. En Jicayán de Tovar, Guerrero, se le nombra en mixteco **tu-nii**, que tiene la misma etimología que **ezcuahuitl**; la savia se usa para curar padecimientos venéreos (de Ávila, 1986-1989, notas de campo inéditas). Amith (2012, comunicación personal) ha documentado los términos cognados **eskowit** para *Croton draco* e **istāk eskowit** ('blanco sangre-árbol') para *Bernardia interrupta* (Schldl.) Muell. Arg. en la Sierra Norte de Puebla; y **kohyestli** ('árbol-sangre') para *Jatropha elbae* J. Jiménez Ram. y **yeskowtli** ('sangre-árbol') para *Croton morifolius* var. *sphaerocarpus* (Kunth) Muell. Arg. en la cuenca alta del Balsas. Amith (ídem) ha registrado en forma meticulosa la variación inter- e intracomunitaria en el uso de dichos nombres, encontrando casos donde las designaciones "correctas" para taxa morfológicamente similares son difíciles de definir. Estos ejemplos indican que dos zonas alejadas de habla náhuatl cuentan con dos o más especies locales cuya savia roja conspicua, y su hábito arborescente o arbóreo, las lleva a ser denominadas de manera genérica como 'árbol-sangre'. El calificativo **teō**- en el nombre consignado por Badiano, en contraposición con el **ez-pahtli** en el folio 20r, sugiere que Martín de la Cruz distinguía a una forma en particular que consideraba la más importante dentro de esa categoría nominal, y nos parece probable que se haya referido a *Croton draco.* Al crecer en los bosques tropicales de zonas bajas, es plausible que los tlacuilos no hayan conocido este árbol y por ende lo pintaron en forma fantasiosa, copiando por lo visto la figura del **cōāxocotl** sin las serpientes. De hecho, Miranda y Valdés (op. cit., pág. 263) comentaron que "Los **ezcuahuitl** o árbol de sangre son por lo general especies de *Croton*, pero la figura no recuerda a especies de este género." Diversos compuestos químicos presentes en estas euforbiáceas han generado interés entre los farmacólogos por sus usos tradicionales como remedios (Salatino et al., 2007).

12. **cuauh-tzītzicāztli** (47r), 'árbol/bosque-planta urticante'. Reko (op. cit.) identificó esta planta como *Urera baccifera* (L.) Gaudich. "con bayas blancas", pero Miranda y Valdés (op. cit.) pusieron en entredicho esa propuesta sin proponer una alternativa, y Valdés et al. (op. cit.) dejaron en blanco la determinación taxonómica. Francisco Hernández comentó que el **cuauhtzītzicāztli** es similar a la ortiga de España, si bien sus hojas son más grandes. Aunque la ilustración en el C-B no se le asemeja, creemos que se trata de una *Urtica*, género para el cual se han registrado cuatro especies nativas en el Valle de México, donde se les conoce como "chichicastle" y "ortiga" (Calderón, 2001c). Martín de la Cruz la recetó junto con otros ingredientes para aliviar el dolor de las articulaciones; el uso de las ortigas para tratar el reumatismo, los dolores musculares y de las coyunturas está bien documentado

en la medicina tradicional contemporánea en diversas zonas de México (Biblioteca Digital de la Medicina Tradicional Mexicana (Anónimo, 2009, monografía 7898)). La misma fuente reseña varios estudios químicos y farmacológicos sobre extractos de la planta y compuestos activos aislados de *Urtica dioica* L.

13. **te-tzī-tzilīn** (51v), 'piedra-resonar'. Tanto Reko (op. cit.) como Miranda y Valdés (op. cit.) consideraron que se trata de alguna cucurbitácea silvestre. Valdés et al. (op. cit.) la asignaron al género *Cucurbita*. Creemos que se representa aquí de manera específica un *Echinopepon*, si bien el pintor dibujó los frutos lisos y omitió mostrar los epicarpios erizados característicos del género, descritos tanto por Sahagún como Hernández. Amith (2004) registra **testsilin de tepētl** ('**t**. del cerro') como el nombre de *Echinopepon paniculatus* (Cogn.) Dieterle en el Alto Balsas de Guerrero, que debe ser un cognado del término dictado por Martín de la Cruz. El género está representado por dos especies en la flora del Valle de México (Rodríguez Jiménez, 2001). No hemos encontrado información acerca del uso terapéutico de alguna especie de *Echinopepon*.

14. **zoh-zōyā-tic** (55v), 'palmesco/semejante a la palma'. Reko (op. cit.) identificó esta planta como un *Stenanthium* (de la familia Melanthiaceae, como *Schoenocaulon*). Miranda y Valdés (op. cit.) concurrieron con la posibilidad de que fuera un *Stenanthium*, pero consideraron que también podría representar un *Schoenocaulon*. Valdés et al. (op. cit.) descartaron ambas determinaciones con base en las características del dibujo, exclusivamente, y propusieron que representa un agave. En términos de la nomenclatura náhuatl, el género *Brahea* funge como prototipo para la categoría **zōyātl**, puesto que otras palmas reciben nombres distintos; la denominación **zohzōyātic** sugiere una semejanza morfológica con las frondas del "soyate". Amith (2004) consigna un cognado en San Agustín Oapan: **sósōyātsīn**, que designa a *Sessilanthera latifolia* (Weath.) Molseed & Cruden. Este género no ha sido reportado en el Valle de México, donde el término náhuatl puede haber designado a otros taxa en el orden Asparagales o Liliales. Creemos que la ilustración en el Códice corresponde a un *Schoenocaulon*, del cual se conocen dos especies en la Cuenca de México (Galván, 2001). *S. officinale* (Schldl. & Cham.) A. Gray es usado tradicionalmente por el pueblo **tének** (huasteco) para eliminar piojos (Alcorn, 1984), mismo fin para el cual Martín de la Cruz recetó el **zohzōyātic**. Las propiedades insecticidas de las semillas de dicha especie han sido bien documentadas (Mabberley, 2008).

15. **xiuh-ēlō-quilitl** (58v), 'herbáceo/turquesa-elote-quelite'. Reko (op. cit.) identificó esta planta como una especie de *Bidens*, propuesta cuestionada por Miranda y Valdés (op. cit.). Valdés et al. (op. cit.) no aventuraron una determinación taxonómica. Nos parece que esta entrada del *Libellus* se refiere a *Galinsoga parviflora*

Cav., una planta arvense abundante en las milpas cuando se cosechan los elotes. Tradicionalmente se come junto con maíz tierno en Oaxaca y el oriente de Guerrero (de Ávila, 1986-1989, notas de campo inéditas), una costumbre culinaria que puede haber prevalecido en épocas antiguas en el Valle de México, donde la especie tiene una distribución amplia (Rzedowski, 2001b). El nombre náhuatl es congruente con esa identificación. Se trata de una yerba de color verde brillante con una fragancia agradable, como la describe Sahagún. El calificativo **xiuh-** la diferenciaba posiblemente de otras especies similares de *Galinsoga* y de *Jaegeria*, que son consumidas también como quelites en Oaxaca y Guerrero (de Ávila, op. cit.). En un estudio experimental reciente empleando diversos ensayos fisiológicos, *G. parviflora* mostró ser una de las plantas más efectivas para cicatrizar heridas, entre varias especies utilizadas en la medicina tradicional en el sur de Brasil (Schmidt et al., 2009).

Además de ofrecer estas nuevas identificaciones, la literatura etnobotánica y farmacológica que hemos consultado nos hace pensar que **nō-nōch-tōn āzca-pan ixhua** (28r) 'nopalillo/cactucho hormiguero brotar' (otra frase descriptiva de la probable autoría de Martín de la Cruz), y **tlāl-cā-capol** (49r) 'terrestre-capulincillo', representan respectivamente a *Portulaca pilosa* L. y *Rhamnus serrata* Humb. & Bonpl. ex J.A. Schultes, como propusieron Miranda y Valdés (op. cit.) y Dibble y Anderson (1963). Dicho *Rhamnus* se conoce hasta la fecha como "tlalcapulín" en el Valle de México (Fernández Nava, 2001). *Portulaca pilosa* es usada tradicionalmente en Brasil como diurético, antipirético y analgésico (Rocha et al., 1994), lo cual parece consistente con su aplicación en el Códice para tratar el "dolor o calor en el corazón". El género *Rhamnus* es bien conocido como fuente de compuestos purgantes (Mabberley, 2008).

La etimología de **toma-zquitl** (39r), 'tomate-esquite', nos convence que se trata de un *Arbutus*, como sugirió Emmart (1940), y no de *Arctostaphylos pungens* Kunth, como propusieron Miranda y Valdés (op. cit.), Linares et al. (1988), y Valdés et al. (op. cit.). Su identificación es reforzada por el nombre distinto reportado para esa especie de *Arctostaphylos* en la sierra de Texcoco: **tepē-īzquitl** (González Rodrigo, 1993; registrado por el autor como **tepeisquitl**), mientras que Molina (1571) glosó **tomazquitl** como "madroño, el árbol". Se han documentado numerosas aplicaciones medicinales de *Arbutus menziesii* Pursh entre diversos grupos indígenas de la costa del Pacífico en los Estados Unidos (Moerman, 2003).

Molina (op. cit.) tradujo el vocablo **ā-tōch-yetl** ('agua-conejo-tabaco', es decir, 'tabaco de conejo que crece en lugares húmedos') como "poleo, yerua conocida". En España el poleo designa a *Mentha pulegium* L., pero en México el nombre se aplica con frecuencia a *Clinopodium* spp. Reko (op. cit.) juzgó probable que la planta

ilustrada como **ātōchietl** en el C-B (15v) fuera *Lippia geminata* Kunth, ahora considerada un sinónimo de *L. alba* (Mill.) N.E. Brown. Miranda y Valdés opinaron que se trataba de alguna especie de *Hedeoma*. Linares et al. (op. cit.) la identificaron como *Cunila lythrifolia* Benth., determinación aceptada por Valdés et al. (op. cit.). Nos parece que la evidencia etnobotánica no cierra la posibilidad de que **ātōchietl** se haya referido a *Clinopodium macrostemum* (Benth.) Kuntze, que es común en los bosques de alta montaña al sur y este del Valle de México (Turner, 2008), donde se le reporta el nombre de "tabaquillo" (García Zúñiga, 2001, citada como *Satureja macrostema* (Benth.) Briq.). En el Estado de México se le conoce como "toche" (Biblioteca Digital de la Medicina Tradicional Mexicana (Anónimo, 2009, monografía 7777)), que debe relacionarse históricamente con la denominación que usó Martín de la Cruz. La misma fuente documenta diversos usos medicinales de esta planta en el centro del país, principalmente para aliviar malestares digestivos. Valdés et al. (op. cit.) sugirieron que el **cuecuetz*-pahtli** ('travieso-remedio') en el folio 45v del Códice representa a *Satureja macrostema*, identificación para la cual no hemos encontrado cognado alguno en las lenguas nahuas contemporáneas para respaldarla.

En contrapunto con las ilustraciones en el *Libellus*, la evidencia etnobotánica y biogeográfica pone en duda las determinaciones taxonómicas ofrecidas de manera unánime por Reko (op. cit.), Miranda y Valdés (op. cit.) y Valdés et al. (op. cit.) para **tē-cuā-n-māitl** (8v) 'de gente-devorador-mano' (es decir, 'mano de fiera') como una especie de *Dioscorea* o *Smilax*, y **ā-cuahuitl** (45r) 'agua-árbol' como *Chilopsis linearis* (Cav.) Sweet. En diversas lenguas mesoamericanas, incluyendo el español campesino, 'mano de felino' y otros nombres similares designan a varias plantas sin parentesco filogenético entre ellas que muestran hojas palmadas. Amith (2004) recogió el nombre **tēkwāmātli**, cognado del término transcrito por Juan Badiano, para dos especies en San Miguel Tecuiciapan, *Montanoa grandiflora* Alamán ex DC. y *Bocconia arborea* S. Watson, y la denominación híbrida **īma leōn** ('su-mano león') para *Ipomoea barbatisepala* A. Gray en Ameyaltepec, comunidades ambas en la cuenca alta del Balsas en Guerrero. Martínez (1979) citó "mano de león" para *Bocconia arborea* en Oaxaca, y García Pérez (2001) reporta el mismo nombre para *Senecio platanifolius* Benth. en el Valle de México. En Santa Catarina del Monte, en las montañas que delimitan dicha cuenca hacia el oriente, González Rodrigo (1993) registró 'pata de león' para *Geranium* spp., mientras que en mixteco de Coicoyán de las Flores, Oaxaca, **yuku nda ma'a** ('yerba mano mapache') designa a una especie medicinal del mismo género (de Ávila, 1986-1989, notas de campo inéditas). No hemos encontrado en las fuentes de información etnobotánica una sola referencia donde alguna especie de *Dioscorea* o *Smilax* reciba un nombre homólogo hoy día.

Con respecto a *Chilopsis*, género monoespecífico cuya distribución se restringe al norte de México y el suroeste de los Estados Unidos, no está claro cómo pudo haberle sido conocido a una población sedentaria cientos de kilómetros hacia el sur, mediando un extenso territorio habitado por grupos de cazadores y recolectores con los cuales los mexicas parecen haber tenido poco contacto. Nos parece más probable que el **ācuahuitl** de Martín de la Cruz represente a *Astianthus viminalis* (HBK) Baillon, en la misma familia Bignoniaceae, nombrado "palo de agua" en Oaxaca y **ā-xōchitl** en Xalitla, Guerrero, donde sirve como remedio para "calor en el estómago", fiebre y disentería, para evitar la orzuela y para abortar (Ramírez, 1991; transcrito en esa publicación como **aaxochitl**). Moerman (2003) reporta diversos usos para *Chilopsis linearis* entre los grupos indígenas de Arizona y California, pero en ningún caso parece haber tenido utilidad medicinal.

UNA REFLEXIÓN BIOGEOGRÁFICA

El análisis biogeográfico de la terminología etnobotánica en distintas regiones del mundo tiene como antecedente notable el trabajo de Friedrich (1970), quien estudió los vocablos cognados para dieciocho "unidades arbóreas" en las lenguas indoeuropeas y caracterizó las relaciones ecológicas de las especies a las que designan, comparando la distribución actual de géneros como *Betula*, *Fagus* y *Tilia* con los registros de su presencia durante el Holoceno Medio y Tardío en el norte de Eurasia. Su trabajo reforzó la hipótesis que los hablantes del proto-indoeuropeo habitaban la zona de estepas y bosques entre el mar Caspio y los montes Cárpatos. La investigación de Fowler (1983), pionera en esta línea para Mesoamérica y el occidente de Estados Unidos, ubicó el hábitat ancestral de la familia yutonahua en el noroeste de México y Arizona, a partir de inferencias basadas en la nomenclatura etnobiológica de varias lenguas contemporáneas de esa filiación. Sin embargo, en fechas más recientes, Hill (2001) ha encontrado evidencia léxica para proponer que la lengua primigenia era hablada por una comunidad que cultivaba maíz en el centro de México, y la diferenciación de la familia obedecería a la expansión de esa población agricultora hacia el noroeste. En esa interpretación, el náhuatl representaría la lengua más próxima al territorio ancestral.

A diferencia de los estudios citados, en este trabajo no buscamos reconstruir los nombres de plantas en un grupo de dialectos o idiomas emparentados de cerca para definir qué tipo de vegetación les era familiar a los hablantes de la lengua madre, sino que intentamos utilizar la biogeografía como herramienta para esclarecer

un periodo temprano en la historia cultural de Mesoamérica, más allá del caso particular del náhuatl. Las identificaciones de plantas del *Libellus* que consideramos más confiables, con base en la congruencia entre los datos iconográficos y léxicos del Códice, cotejados con información derivada de estudios etnobotánicos y farmacológicos recientes, y respaldados en algunos casos por las ilustraciones de Hernández o la información de Sahagún (Clayton y de Ávila, 2009), nos permiten deducir dónde se originaron algunos rasgos del conocimiento terapéutico mesoamericano, y plantear además algunas preguntas nuevas para la investigación fitoquímica. Ha llamado nuestra atención el gran número de especies tropicales en el C-B. Hemos revisado por ello la distribución de todos los géneros ilustrados en el Códice cuya determinación taxonómica consideramos bien sustentada, con el fin de comparar sus afinidades biogeográficas. También incluimos las plantas mencionadas en el texto del C-B cuya identidad nos parece inequívoca, aunque no las hayan pintado los tlacuilos; las marcamos con una cruz (+). La ausencia de homónimos y la supervivencia a la fecha de los nombres nahuas consignados por Badiano para esas especies distintivas son nuestros criterios básicos para verificar su asignación al género linneano que anotamos.

Nos basamos en Mabberley (2008) y la base de datos Tropicos del Missouri Botanical Garden (Tropicos.org.) para delimitar el área donde están presentes en forma natural la mayoría de las especies en cada uno de los géneros, como una aproximación a su zona de origen. Tomamos como referencia esas fuentes de información, sin profundizar en la evidencia genética o paleontológica para ubicar el hábitat ancestral de cada linaje, puesto que nuestro interés fundamental es diferenciar las plantas con afinidades boreales y meridionales para rastrear la historia de su uso. Por la misma razón, no nos enfocamos en el estudio biogeográfico de cada especie, o de las distintas secciones taxonómicas al interior de un género, porque las afinidades de la flora mexicana han sido caracterizadas al nivel de géneros completos (Rzedowski, 1993). Citamos a continuación los que a nuestro juicio aparecen representados en el Códice con mayor certidumbre, agrupándolos en siete categorías conforme a su distribución:

I. Endémica (Mega-México 3: Rzedowski, ídem): *Astianthus* (**ā-cuahuitl** 45r); *Barkleyanthus* (**quetzal-atzonyatl*** 51v); *Bursera* (**tzīhuac-copalli** 48v); *Chiranthodendron+* (**mācpalxōchitl** 33r); *Cyrtocarpa* (**copal-xocotl** 56v); *Datura* (**āzcapan ixhua tlahzolpahtli** 13v, **nex-ēhua-c** 29r, **tōloā-xihuitl** 25r y 29r); *Echeveria* (**temēmetla** 22v); *Eysenhardtia+* (**cuahtli*** 20v); *Rhodosciadium* (**tzayāna-l-quilitl** 44r); *Stenocereus* o *Pachycereus* (**teō-nōchtli** 17v).

II. Meridional (Neotropical): *Arracacia* (**acōcohtli** 51v); *Bixa+* (**tlapal-āchiotl** 43v); *Bletia+* o *Laelia+* (**tzauc-xōchitl** 53r); *Bocconia+* (**coco-c xihuitl**

30v); *Bourreria* (**īzqui-xōchitl** 39r); *Calliandra* (**tlacō-xīlō-xōchitl** 21r); *Castilla*+ (**ōlli** 31r y 43v); *Cnidoscolus* (**cōlō-tzītzicāztli** y **te-tzītzicāztli** 47r); *Conostegia*+ o *Miconia*+ (**tē-tezhua*-tic** 24v); *Cucurbita* (**ayoh-nelhuatl** 59r); *Cymbopetalum* (**huēinacaztli** 56v); *Echinopepon* (**tetzītzilīn** 51v); *Galinsoga* (**xiuhēlōquilitl** 58v); *Heliocarpus* (**cuauh-alāhua-c** 57v); *Hyptis*+ (**chian** 34r); *Jaltomata* (**xāl-tomatl** 10v); *Lantana* (**pil-tzin-tēuc-xōchitl** 38r); *Leandra* o *Miconia* (**xoco-c cuahuitl** 39r); *Mirabilis* (**tlaquilin*** 14v); *Montanoa* (**cihuā-pahtli** 57v); *Muhlenbergia* (**malīnalli** 12v); *Nicotiana*+ (**pītz-yetl** 31v y 45v); *Opuntia* (**tla-tōc-nōchtli** 49v); *Passiflora* (**cōānenepīlli** 34r); *Phaseolus* (**ayecohtli*** 29v); *Philodendron* (**huacalxōchitl** 18v); *Plumeria* (**cācālō-xōchitl** y **neuc-xōchitl** 53r); *Porophyllum* (**pāpālōquilitl** 20v y **tepēpāpālōquilitl** 56r); *Pseudobombax*+ (**xīlō-xōchitl** 49r); *Psidium* (**xāl-xocotl** 31r); *Quararibea* (**cacahuaxōchitl** 53v); *Schoenocaulon* (**zohzōyātic** 55v); *Tagetes* (**copal-ihyā-c xiuh-tōntli** 30v); *Theobroma* (**tlapalcacahuatl** 38v); *Tradescantia* (**zaca-mātlalin** 48r); *Wigandia* (**patlāhua-c tzītzicāztli** 47r).

III. Asiática: *Buddleja*+ (**tepozan*** 45r); *Magnolia* (**ēlō-xōchitl** 39r, **yōlloh-xōchitl** 53v); *Spondias*+ (**ā-tōyā-c-xocotl** 8v y 56v).

IV. Africana: *Haematoxylum* (**huitz-cuahuitl** 38v, **iztāc huitzcuahuitl** 59r); *Iresine* (**tlā-tlancuā-yeh** 21v); *Prosopis* (**quetzalmizquitl** 49r); *Urera* (**ā-tzītzicāztli** 16v).

V. Pantropical: *Acacia* (**iztāc cuahuitl** 38v); *Begonia* (**cuauhtlah xōxocoyōlin** 8r, **ohua-xocoyōlin** 12r); *Cissus* (**tla-yapalō-ni** 7v); *Commelina* (**mātlalxōchitl** 10v); *Croton* (**teōezcuahuitl** 38v); *Dalbergia* (**tla-hcuilō-l-cuahuitl** 39r); *Ficus* (**chichīc texcalāmatl** 43v y **texcalāma-coztli** 38v); *Ipomoea* (**tlāca-camohtli** 28v); *Mimosa* (**huīhuitzyoh cochizxihuitl** 13v); *Peperomia* (**tlātlancuāyeh** 41r); *Piper* (**mecaxōchitl** 56v); *Portulaca* (**nōnōchtōn āzcapan ixhua** 28r); *Ruellia* (**totōnqui xōchitl** 38r); *Salvia*+ (**tepē-chian** 19v, etc.); *Senna* (**xiuh-ehēca-pahtli** 7r y 37r); *Vanilla* (**tlīl-xōchitl** 56v).

VI. Boreal (Neártica y Holártica): *Abies*+ (**oyametl*** 39v); *Achillea* (**tlāl-quē-quetzal** 24r); *Alnus* (**īlīn** 46v y **quetzalīlīn** 39r y 62r); *Arbutus* (**tomazquitl** 39r); *Artemisia*+ (**iztauhyatl*** 26r, etc.); *Asclepias* (**tzītzictōn** 27v y 36v); *Berberis* (**huitzcōlohtli** 20r); *Cirsium* (**huitzquilitl** 8v y 41r, **cuauhtlah huitzquilitl** 32r); *Cupressus* (**tlatzcan** 47v); *Liquidambar*+ (**xōchi-oco-tzotl** 17v, etc.); *Pinus* (**āyauh-cuahuitl** 50r); *Polanisia* (**coyōxihuitl tlaztalēhualtic** 35r); *Polygonum* (**ā-chīlli** 37r); *Pseudotsuga* (**acxoyatl** 52r); *Quercus*+ (**āhuatl** 39v); *Rhamnus* (**tlālcācapol** 49r); *Rhus* (**ā-quīztli** 41v); *Rumex* (**mā-māxtla** 34v); *Salix* (**quetzalāhuexōtl** 57v); *Sedum* (**tetzmitl** 13r).

VII. Cosmopolita: *Clinopodium* (**ātōchietl** 15v); *Euphorbia* (**mē-mēya-xihuitl** 60r); *Galium* (**cen-tzon-xōchitl** 41v); *Heliotropium* (**to-tēuc i-xiuh** 59v); *Lepidium* (**mexix*-quilitl** 20v); *Oxalis* (**cuauhtlah xōxocoyōlin** 19v); *Phragmites* (**ācatl** 44r); *Physalis* (**cōāxocotl** 38v); *Plantago* (**tlayapalōni** 44v); *Smilax* (**mazāyēlli** 14v); *Solanum* (**itzcuinpahtli** 27v); *Typha* (**tōl-patlactli** 18r); *Urtica* (**cuauhtzītzicāztli** 47r).

Al sumar el número de géneros que hemos asignado a cada categoría biogeográfica (Cuadro 1), encontramos que el componente neotropical (II) de la flora medicinal ilustrada en el C-B representa casi el doble de los taxa de afinidad boreal (VI). Si agregamos los linajes que se extienden a otras regiones tropicales del mundo (III, IV y V), la proporción equivale a 3:1. La baja incidencia de géneros cuyo centro de evolución se ubica hacia el norte es inesperada en una región tan elevada como el Valle de México. En los bosques de pinos y encinos, los tipos de vegetación preponderantes a altitudes mayores de 1500 metros sobre el nivel del mar en nuestro país, el total de taxa de origen septentrional es más o menos equivalente al número de linajes que se distribuyen hacia el sur, a diferencia de las diversas comunidades vegetales tropicales presentes en altitudes menores, donde los géneros con afinidades boreales son poco importantes numéricamente (Rzedowski, 1993). En cambio, el porcentaje de endemismo (I) en el Cuadro 1 se ubica justo en el intervalo estimado para nuestra flora: 10% de los géneros si consideramos las fronteras políticas actuales, 17% si tomamos la delimitación geomorfológica y climática que Rzedowski (ídem) llama Mega-México 3.

No esperamos que el patrón que observamos se modifique de manera sustancial al tomar en consideración las identificaciones que otros autores han propuesto con base en la iconografía del *Libellus*, fundamentalmente. Si examinamos los géneros reconocidos por Valdés et al. (1992) que nos parecen cuestionables a partir de la evidencia léxica, la afinidad meridional y la proporción de endemismo se tornan más fuertes: *Cunila* (neotropical) sustituiría a *Clinopodium* (cosmopolita) para **ātōchietl**; *Gymnosperma* (endémica) reemplazaría a *Asclepias* (neártica) para **tzītzictōn**; *Dahlia* (endémica) suplantaría a *Passiflora* (neotropical) para **cōānenepilli**; *Salvia* (pantropical) tomaría el lugar de *Polanisia* (neártica) para

Cuadro 1. Afinidades biogeográficas de las plantas identificadas en el Códice de la Cruz Badiano.

Categorías según distribución	I	II	III	IV	V	VI	VII	Total
Géneros	10	36	3	4	16	20	13	102

coyōxihuitl tlaztalēhualtic; *Rauvolfia* (pantropical) iría en vez de *Physalis* (cosmopolita) para **cōāxocotl**. Más aun, tanto *Schkuhria* (propuesta por Reko, 1947) como *Chusquea* (que no incluimos por considerarla una identificación tentativa) para **cuappōcyetl** son géneros de afinidad neotropical.

De igual manera, si revisamos los taxa que han sido propuestos a partir de los dibujos del Códice, pero que no incorporamos al Cuadro 1 por falta de evidencia etnográfica o farmacológica que sustente las determinaciones, el patrón biogeográfico que observamos se refuerza: *Didymaea* (endémica) propuesto por Valdés et al. (op. cit.) para **iztāc oco-xōchitl** 7r; *Dioscorea* (pantropical) por Miranda y Valdés (1964) para **chipāhua-c xihuitl** 7v; *Acalypha* (pantropical) sugerido por Emmart (1940) y Valdés et al. (op. cit.) para **tlāl-ā-huēhuētl** 7v; *Distichlis* (neotropical) propuesto por Valdés et al. (ídem) para **te-quīx-qui-zacatl** 13r; *Russelia* (neotropical) por Valdés et al. (ídem) para **cochī-z-xihuitl** 13v; *Eryngium* (pantropical) por Reko (op. cit.) y Valdés et al. (op. cit.) para **tla-nēx-tiā xiuh-tōntli** 18r; *Dalea* (neotropical) por Miranda y Valdés (op. cit.) y Valdés et al. (op. cit.) para **tlāl-mizquitl** 24v y para **colto-tzin** 61r; *Monnina* (neotropical) por Valdés et al. (ídem) para **quetzal-xoxōuh-ca-pahtli** 26r; *Polygala* (cosmopolita) por Valdés et al. (ídem) para **tla-nēx-ti xiuh-tōntli** 31v; *Pouteria* (pantropical) por Valdés et al. (ídem) para **te-tzapotl** 33r; *Mentzelia* (neotropical) por Reko (op. cit.) y Valdés et al. (op. cit.) para **huī-huitz-mallo*-tic** 34r; *Cordia* (pantropical) por Reko (op. cit.) y Valdés et al. (op. cit.) para **tlacō-īzqui-xōchitl** 34v; *Hibiscus* (pantropical) por Valdés et al. (ídem) para **tē-pāqui-l-ti xiuh-tōntli** 38r; *Tigridia* (neotropical) por Reko (op. cit.) y Valdés et al. (op. cit.) para **xiuh-pahtli** 38r; *Zephyranthes* (neotropical) por Reko (op. cit.) y Valdés et al. (op. cit.) para **huetzca-ni xōchitl** 38r; *Loeselia* (neotropical) por Reko (op. cit.) y Valdés et al. (op. cit.) para **cuauh-huītzitzil-xōchitl** 39r; *Operculina* (pantropical) por Miranda y Valdés (op. cit.) y Valdés et al. (op. cit.) para **cōlō-mecatl** 43r; *Jaegeria* (neotropical) por Valdés et al. (ídem) para **ā-cacapac-quilitl** 44r; *Tillandsia* (neotropical) por Valdés et al. (ídem) para **chicōm-ācatl** 44v; *Desmodium* (pantropical) por Dibble y Anderson (1963) para **cimatl** 49r; *Amphilophium* (neotropical) por Reko (op. cit.) bajo el sinónimo *Distictis* para **tō-nacā-xōchitl** 54r; *Lippia* (africana) por Reko (ídem) y Valdés et al. (op. cit.) para **ahhuiā-c xihuitl** 58r; *Marina* (endémica) sugerido por Miranda y Valdés (op. cit.) para **tlaco-popōtl** 58v; y *Echeandia* (neotropical) propuesto por Valdés et al. (op. cit.) para **pozāhua-li-z-xiuh-tōntli** 59v.

Las únicas excepciones serían *Mimulus* (neártica) propuesto por Miranda y Valdés (op. cit.) para **tzon-pīlihui-z-xihuitl** 15v; *Agastache* (boreal) por Reko (op. cit.), Miranda y Valdés (op. cit.) y Valdés et al. (op. cit.) para **tlāl-ā-huēhuētl** 46v; *Rubus* (boreal) sugerido por Valdés et al. (ídem) para **tō-tōlo-c-tzin** 54r; e *Ipomopsis*

(neártica) propuesto por Valdés et al. (ídem) para **āyauh-to-nān i-xiuh** 54r. A lo largo de esta discusión no hemos considerado a los géneros *Equisetum* (**ēlōzacatl** 31v) ni *Selaginella* (**te-xōchitl yamān-qui** 36v), puesto que las estimaciones cuantitativas de las afinidades de la flora de México de Rzedowski (op. cit.) se refieren a plantas fanerógamas, exclusivamente. En este recuento de identificaciones alternativas y adicionales a las que aparecen en el Cuadro 1, las plantas de distribución meridional superan a las de afinidad boreal en una proporción de 6 a 1, mientras que la tasa de endemismo se mantiene cercana a 10%.

Al habitar el fondo de una cuenca endorreica a 2250 metros de altitud, rodeada de montañas que sobrepasan los 4000 msnm, pensaríamos que la flora que les era más conocida a los habitantes de Tlatelolco y Tenochtitlan debió incluir una representación más equilibrada de las dos provincias biogeográficas que convergen en Mesoamérica. Esperaríamos encontrar una cifra mayor de taxa del Códice en la columna VI del Cuadro 1 con base en investigaciones realizadas en las últimas dos décadas en diferentes áreas del mundo. El estudio comparativo de cuatro floras medicinales del hemisferio norte, incluyendo los Altos de Chiapas, ha mostrado un alto grado de coincidencia en las familias botánicas más utilizadas como remedio, que difieren radicalmente de las familias de mayor uso en la Amazonía ecuatoriana (Moerman et al., 1999). Se ha propuesto que el parentesco filogenético entre las biotas boreales explica en parte esa concordancia hemisférica, puesto que las especies emparentadas de cerca probablemente comparten compuestos químicos que subyacen su elección para fines curativos en zonas tan distantes como Norteamérica, Corea y Cachemira. Saslis-Lagoudakis et al. (2011) han publicado un método cuantitativo para mostrar que la proximidad filogenética de un grupo de plantas puede pronosticar, efectivamente, la presencia de moléculas bioactivas y su uso en la medicina tradicional.

En paralelo con las afinidades farmacológicas entre especies del mismo género, que reflejan una historia natural en común compartida por las distintas regiones del Reino Holártico, se ha postulado la hipótesis que los grupos humanos que migraron a lo largo de Asia, y de Siberia a América, deben haber transmitido de una generación a otra el conocimiento de las plantas medicinales que les eran familiares. Al trasladarse hacia el este y hacia el sur, deben haber elegido como remedio especies que eran nuevas para ellos, pero que estaban visiblemente relacionadas con plantas que recordaban de su hábitat anterior. Moerman et al. (op. cit.) citan como ejemplo a *Achillea millefolium* L., de la cual se han reportado más aplicaciones terapéuticas (359) que para cualquier otra especie en Norteamérica al norte del río Bravo. No debe ser una casualidad que la misma planta aparezca ilustrada en el

C-B (**tlālquēquetzal** 24r). El género *Achillea* es usado como remedio también en Chiapas, Corea y Cachemira. En vista de la predominancia tan marcada de taxa de afinidad boreal en las floras medicinales del hemisferio norte, confirmada por un estudio posterior de las plantas curativas de una comunidad popoluca en la Sierra de Santa Marta en el sur de Veracruz (Leonti et al., 2003), un área cubierta por bosque tropical perennifolio (Rzedowski, 1978), nos sorprende la frecuencia acentuada de plantas de origen meridional en el Códice.

Las cuatro floras medicinales del hemisferio norte reseñadas por Moerman et al. (op. cit.) presentan ciertas concordancias en las familias de plantas menos utilizadas, además de mostrar una correlación estrecha en los taxa más inclusivos que proveen el mayor número de especies para curar. Después de hacer un análisis de regresión para corregir el sesgo que representa la aportación variable de cada familia a la flora total de una región dada, los autores muestran que se requiere solo nueve de ellas para abarcar las cinco familias más usadas para fines terapéuticos en Cachemira, Corea, Norteamérica (exceptuando México) y los Altos de Chiapas. Si no hubiera coincidencia alguna, se esperaría hallar veinte familias distintas en este estudio, y solo cinco si la concordancia fuera absoluta. De hecho, las compuestas aparecen en primer lugar (es decir, son la familia más utilizada) en tres de las cuatro regiones, y ocupan el segundo lugar en Corea. En el extremo opuesto, las gramíneas ocupan la última posición en tres de las regiones, y el penúltimo en la cuarta. Si comparamos el orden relativo de las familias mejor representadas en el C-B con la información publicada por dichos autores (Cuadro 2), se dibuja una situación intermedia entre las floras medicinales del hemisferio norte y el patrón que podemos extrapolar del ejemplo neotropical: las compuestas ocupan de nuevo un escaño alto, pero las leguminosas parecen ser el linaje más significativo en el Códice, y son el segundo en importancia en la Amazonía ecuatoriana.

Al cotejar en el Cuadro 2 las incidencia de las distintas familias identificadas en el C-B con los datos publicados por Moerman et al. (ídem), no pretendemos argumentar que las cifras sean comparables de manera rigurosa. Partimos de una muestra más pequeña de plantas, y por lo tanto más propensa a reflejar distorsiones aleatorias; sería difícil, además, definir el área geográfica que representan las especies ilustradas o mencionadas en el Códice para calcular los valores residuales en un análisis de regresión que compensara el tamaño desigual de la contribución de cada familia a la flora de nuestra región, como lo hacen los autores citados. Sin embargo, creemos que la simple frecuencia con que Martín de la Cruz recurrió a ciertos grupos de plantas al recopilar el *Libellus* es un dato de interés taxonómico y biogeográfico que podemos comparar de manera preliminar con las floras

Cuadro 2: Familias botánicas mejor representadas en el Códice de la Cruz Badiano en comparación con las floras medicinales documentadas en Cachemira, Corea, 216 grupos indígenas al norte del río Bravo (Norteam.), los Altos de Chiapas (Alt. Chis.) y las comunidades quechuas de la Amazonía Ecuatoriana (Amaz. Ec.). Las familias están ordenadas conforme al número de taxa identificados en el C-B. Las cifras correspondientes a las otras regiones reflejan una jerarquización con base en la frecuencia de uso terapéutico, después de hacer un análisis de regresión para corregir sesgos por la diversidad variable de cada familia en la flora local (Moerman et al., 1999). Un guion denota la ausencia de esa familia en la farmacopea en cuestión.

Familia	Cachemira	Corea	Norteam.	Alt. Chis.	Cód. C-B	Amaz. Ec.
Leguminosae	85	7	253	131	1	2
Compositae	1	2	1	1	2	47
Solanaceae	6	24	14	3	3	16
Euphorbiaceae	2	12	234	21	4	85
Labiatae	4	3	8	2	< 8	95
Umbelliferae	11	5	2	5	< 8	71
Araceae	90	8	39	-	< 27	1
Bignoniaceae	56	-	223	128	< 27	3
Ericaceae	60	17	3	13	< 27	79
Ranunculaceae	3	4	5	17	-	-
Liliaceae	5	1	20	12	-	-
Rosaceae	37	13	4	4	-	-
Loganiaceae	35	110	211	52	-	4
Malvaceae	13	118	238	19	-	5

medicinales del hemisferio norte y el Neotrópico. Asignamos a Leguminosae y Compositae el primer y segundo lugar en el cuadro puesto que identificamos en ambos casos 10 taxa representados en el C-B que pertenecen a esa familia, pero damos prioridad a las leguminosas dado que constituyen una proporción menor de la flora de México en comparación con las compuestas. El tercer lugar, con siete especies en el Códice, corresponde a las solanáceas, que ocupan la misma posición en los Altos de Chiapas, y valores más bajos en Cachemira, Corea y la Amazonía. Un análisis de regresión seguramente elevaría su rango en el centro de México, puesto que la diversidad de géneros y especies en esta región y en el mundo (Mabberley, 2008) es considerablemente más baja con respecto a las compuestas y leguminosas.

En cuarta posición aparecen las euforbiáceas, con cuatro taxa identificados en el C-B. Las labiadas y umbelíferas están representadas por dos especies en el Códice; consideramos que deben ocupar un lugar inferior al octavo, puesto que cuatro familias menos diversificadas que ellas a nivel global (Mabberley, ídem) están representadas por tres taxa en el C-B, y las antecederían por ello en el cuadro (Anacardiaceae, Boraginaceae, Moraceae, Pinaceae). De la misma manera, las aráceas, bignoniáceas y ericáceas cuentan con una sola especie identificada hasta ahora en el Códice, y las ubicamos en una posición inferior a la vigésima séptima, puesto que diecisiete familias están representadas por dos taxa, además de las labiadas y umbelíferas (Apocynaceae, Asclepiadaceae, Begoniaceae, Betulaceae, Bombacaceae, Cactaceae, Commelinaceae, Crassulaceae, Cucurbitaceae, Gramineae, Magnoliaceae, Melastomataceae, Orchidaceae, Piperaceae, Polygonaceae, Sterculiaceae y Urticaceae).

Aunque la incidencia de especies pertenecientes a la mayoría de las familias referidas es demasiado exigua en el C-B para hacer inferencia alguna, parece significativo que las labiadas y las umbelíferas no aparezcan con mayor frecuencia, puesto que ocupan en promedio el segundo y tercer lugar en el estudio de Moerman et al. (op. cit.). El Cuadro 2 sugiere así que la farmacopea de la élite mexica difería sustancialmente de las floras medicinales que han sido documentadas en otras regiones del mundo: se asemeja a las del hemisferio norte únicamente en la alta incidencia de compuestas, comparte con la etnoflora quechua del Amazonas ecuatoriano un uso sustancial de leguminosas, y difiere de todas ellas por la importancia conferida a las solanáceas, que probablemente alcanzarían el primer lugar si pudiéramos hacer un análisis de regresión con los datos contenidos en el Códice. El único caso entre las áreas investigadas por Moerman et al. (ídem) donde dicha familia se cuenta entre las cinco más utilizadas es la población maya de los Altos de Chiapas. Esto puede indicar que la preponderancia de las solanáceas es un rasgo mesoamericano. Las tendencias que observamos no excluyen que los grupos del centro de México hayan aprendido a emplear varias especies de distribución boreal, como lo atestiguan las betuláceas, pináceas y otros grupos ilustrados en el *Libellus*, pero la farmacopea de la aristocracia parece haber sido en su origen una práctica enfocada en la biota tropical.

Hemos encontrado una proporción muy alta de plantas y animales de afinidad neotropical, que sobrepasa incluso la proporción de especies de origen meridional en el C-B, entre las materias primas empleadas desde la antigüedad en México y Guatemala en varios procesos de manufactura, como la orfebrería, los mosaicos de turquesa, el maque, el papel amate, la cestería y particularmente el textil, donde se ha documentado la mayor diversidad de especies usadas como fibras y colorantes (de Ávila, 1997, Biogeography and Mesoamerican art, ponencia inédita). El *corpus*

botánico de Martín de la Cruz, médico de la nobleza indígena, parece corroborar el patrón biogeográfico que observamos inicialmente en el arte mesoamericano. Por otro lado, la gran diversidad de plantas empleadas como medicamentos por los pueblos indígenas de los Estados Unidos y Canadá (Moerman, 1991 y 1998) indica que la flora neártica no es necesariamente más pobre que los ecosistemas tropicales en su disponibilidad de metabolitos secundarios y otros compuestos activos.

La incidencia menor de taxa con afinidad boreal en la medicina de la élite y en las artes suntuarias sugiere que las técnicas y los conocimientos más refinados de la civilización mesoamericana se originaron en las zonas bajas del sur, y que la población de habla náhuatl, que se expandió en el centro de México durante el periodo postclásico, recibió ese legado cultural de configuraciones sociopolíticas tempranas que deben haber hablado lenguas mixe-zoques (T. Kaufman, 2001, Language history and language contact in pre-classic Mesoamerica, ponencia inédita), cuyo centro de diversidad se ubica en el Istmo de Tehuantepec (Campbell, 1997). Así parecen atestiguarlo veinte géneros de plantas recomendadas como remedio en el Códice, la quinta parte de las especies identificadas, que foman parte de la vegetación tropical en zonas bastante distantes del Valle de México: *Astianthus*, *Bixa*, *Bourreria*, *Castilla*, *Conostegia*, *Croton*, *Cymbopetalum*, *Cyrtocarpa*, *Dalbergia*, *Ficus*, *Haematoxylum*, *Heliocarpus*, *Philodendron*, *Plumeria*, *Pseudobombax*, *Psidium*, *Quararibea*, *Spondias*, *Theobroma* y *Vanilla*. Nos llama de nuevo la atención que el orden de aparición de estas plantas en el documento no es aleatoria: la mayoría de ellas (17) aflora en la última parte del manuscrito (folios 38 a 59), al igual que los nombres primarios (si bien éstos parecen haber designado en casi todos los casos plantas nativas de la Cuenca de México). El C-B abre de esta manera una nueva línea de estudio, relacionando la historia natural y cultural de Mesoamérica; ofrecemos estos comentarios como un ejercicio preliminar que habrá que profundizar analizando la información de otras fuentes.

CONCLUSIÓN

Poco tiempo después de su llegada a Roma, el *Libellus* había sido copiado para uso de la *Accademia dei Lincei* (‘academia de los que se asemejan a los linces’) en sus pesquisas en torno a la historia natural del Nuevo Mundo. El cardenal Barberini y su secretario dal Pozzo eran miembros de ese grupo de amigos cercanos a Galileo Galilei. Los Linceos habían comisionado una serie muy extensa de dibujos de plantas, animales, hongos y fósiles de todos los rincones del planeta conocidos en aquel entonces, incluyendo algunas de las primeras ilustraciones hechas a partir de observaciones

con un microscopio. Realizados al mismo tiempo que las investigaciones pioneras de Galileo en la astronomía, las matemáticas y la física, los dibujos constituyen uno de los proyectos más ambiciosos jamás emprendido para describir y clasificar al mundo natural. Aunque el esfuerzo por captar la diversidad total de la vida fracasó, y aunque los personajes mismos que contrataron a los dibujantes llegaron eventualmente a la conclusión que representar a la naturaleza no bastaba para revelar sus misterios, los productos de su iniciativa sobrevivieron como uno de los registros visuales más bellos de los seres vivos, tal como fueron percibidos en un momento específico de la historia humana (Freedberg, 2009). El Museo Cartáceo de Cassiano dal Pozzo reuniría buena parte de esos documentos, que resguarda ahora la Biblioteca Real de Windsor, incluyendo la copia romana del *Libellus* (Haskell y McBurney, 2009).

Siete décadas después de que Martín de la Cruz diera fe de sus conocimientos, los amigos de Galileo buscaban con vivo afán toda información disponible sobre la historia natural de América. Antes de mandar copiar el manuscrito que Barberini había traído de España, el príncipe Federico Cesi, fundador de la Academia de los Linceos, ya seguía la pista del médico napolitano Nardo Antonio Recchi, quien había preparado un compendio de la colección monumental de notas e ilustraciones recabadas en México por Francisco Hernández, protomédico de las Indias nombrado por Felipe II (Guerrini, 2008). Después de una desventura paralela a la acogida malograda del *Libellus*, la obra de Hernández acumulaba polvo en El Escorial. El protomédico había muerto decepcionado por la poca atención que recibió del rey, y la mayor parte de su obra se perdería en un incendio en la biblioteca real en 1671. La publicación de los escritos de Hernández relacionados con la historia natural de México se convirtió en la empresa más importante de los *Lincei*. Galileo mismo visitó a Cesi en Roma para admirar las ilustraciones de más de 500 plantas de la Nueva España; cuando se le pidió su opinión, confesó que nadie podía identificarlas correctamente (Freedberg, 2009). Aun después de la labor de Recchi resumiendo la obra, el *Tesoro Messicano*, como fue nombrado de manera informal el volumen, era inusualmente grueso; la primera edición fue preparada en Roma en 1628, pero no fue hasta 1651 que salió a la luz en su forma final, cuando ya habían fallecido Cesi y varios de sus colaboradores.

Entusiasmados como estaban con la obra de Hernández, los Linceos recibieron con evidente agrado el Códice; podemos suponer que esperaban encontrar en él una concordancia y ampliación de los datos reportados por el protomédico. La copia de Windsor incluye una lista de nombres de plantas en náhuatl de la pluma del propio Cesi, transcritos de las xilografías preparadas para el *Tesoro*. Luigi Guerrini, especialista en la historia de la ciencia durante el siglo XVII en Italia, deduce que

Cesi había comparado los nombres de las plantas en el *Libellus* con la información recogida por Hernández, sin encontrar gran correspondencia, y que el príncipe había optado entonces por examinar únicamente las ilustraciones, apuntando esa lista como guía. El segundo cotejo tampoco daría muchos frutos. Frustrados por la falta de concordancia, los Linceos perderían interés en el Códice, que caería en el olvido por trescientos años (Guerrini, 2009).

Podemos preguntarnos por qué había tantas discrepancias entre Martín de la Cruz y los informantes de Hernández, si la mayoría de ellos hablaban náhuatl. Nuestro trabajo ofrece algunas respuestas (de Ávila, 2009). El Códice ha sido estudiado como producto de un canon de conocimiento uniforme: la ciencia médica de los mexicas con letras mayúsculas, en analogía con la farmacopea clásica sistematizada por Teofrasto y Dioscórides. La investigación etnobotánica en diversas regiones del mundo nos muestra hoy día que en los saberes tradicionales puede haber tanta variación individual como en cualquier comunidad intelectual. Como hemos visto, algunas de las designaciones registradas en el *Libellus* parecen frases descriptivas o nombres complejos acuñados por el médico indígena en su práctica profesional; es difícil creer que se hayan difundido extensamente. Por otro lado, los estudios contemporáneos evidencian una y otra vez cómo algunas plantas prototípicas sirven para rotular conjuntos de especies que se asemejan en su apariencia o en su uso, y que pueden prestarse a interpretaciones personales divergentes. Los ejemplos que citamos de **kohyestli** y **yeskowtli** en Guerrero (Amith, 2012, comunicación personal) nos permiten visualizar la complejidad y fluidez que deben haber permeado el conocimiento indígena de las plantas en el siglo XVI. La diversificación dialectal del náhuatl, iniciada varios siglos antes de la llegada de Hernán Cortés (Kaufman, 2001), debe explicar también algunas de las disparidades entre ambas fuentes, puesto que Hernández obtuvo su información en un área bastante extensa de México.

La expectativa de los Linceos era recopilar una enciclopedia completa, vinculando por primera vez textos e imágenes en forma sistemática (Guerrini, 2008). La flora de nuestro país, estimada entre 22,000 y 31,000 especies de plantas vasculares (Llorente y Ocegueda, 2008), echaba por tierra su sueño grandioso. Los nahuatlatos expertos sabían que hay más plantas que nombres. Tal diversidad refleja precisamente la ubicación biogeográfica peculiar de este territorio, entre otros factores. En la copia romana del Códice, con los apuntes estériles de Cesi intentando cotejar la terminología etnobotánica del Anáhuac, presenciamos un contrapunto silencioso entre dos modos de pensamiento arraigados en historias y geografías bioculturales radicalmente distintas. El conocimiento indígena de las plantas mexicanas planteaba incógnitas fundamentales que no fueron resueltas. De manera incomprensible para

los protagonistas europeos, Martín de la Cruz y los colaboradores de Hernández hicieron patentes las limitaciones de la ciencia occidental antes de Linneo y Darwin. Cuatrocientos años más tarde, la documentación léxica de las variantes contemporáneas de la hermosa lengua que hablaba el médico de Tlatelolco, moribundas muchas de ellas, podría iluminar algunos de esos enigmas.

AGRADECIMIENTOS

Debo mis conocimientos del náhuatl a la paciencia y generosidad de Antonia Osorio Naranjo y Thomas Smith-Stark. Jonathan Amith leyó acuciosamente todo el manuscrito y lo enriqueció con numerosos ejemplos y aclaraciones, que espero retomar en una futura colaboración con él. Rea Alexandratos me invitó a convertir mis comentarios a la copia de Windsor del C-B en un ensayo para publicación; este trabajo creció de aquél. Lo dedico a la Dra. Graciela Calderón y al Dr. Jerzy Rzedowski, **xiōtl cuahtzontli** ('lizo [y] amarre del telar', expresión metafórica para denotar el buen ejemplo) para la comunidad botánica mexicana.

LITERATURA CITADA

Adams, K. R. 1990. Prehistoric reedgrass (*Phragmites*) "cigarettes" with tobacco (*Nicotiana*) contents: a case study from Red Bow cliff dwelling, Arizona. J. Ethnobiol. 10: 123-139.

Alcorn, J. B. 1984. Huastec Mayan ethnobotany. University of Texas Press. Austin, USA. 982 pp.

Amith, J. D. 2004. Nahuatl cultural encyclopedia: botany and zoology, Balsas River, Guerrero. http://www.famsi.org/reports/03049/. Consultada el 26 de febrero de 2012.

Andrews, J. R. 1975. Introduction to Classical Nahuatl. University of Texas Press. Austin, USA. 502 pp.

Anónimo. 2009. Biblioteca digital de la medicina tradicional mexicana. Monografías 7166, 7615, 7777, 7893, 7898. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. http://www.medicinatradicionalmexicana.unam.mx. Consultadas en 2012.

Anónimo. 2008. Catálogo de las lenguas indígenas nacionales. Instituto Nacional de Lenguas Indígenas. México, D.F., México. http://www.inali.gob.mx/pef/CLIN_completo.pdf. Consultada el 25 de febrero de 2012.

Aranda, A., C. Viesca, G. Sánchez, G. Sánchez, M. Ramos y J. Sanfilippo. 2003. La materia médica en el Libellus de medicinalibus Indorum herbis. Rev. Fac. Med., UNAM 46(1): 12-17. http://www.ejournal.unam.mx/rfm/no46-1/RFM46104.pdf. Consultada el 23 de febrero de 2012.

Arellano, J. A., J. S. Flores, J. Tun y M. M. Cruz. 2003. Nomenclatura, forma de vida, uso, manejo y distribución de las especies vegetales de la Península de Yucatán. Etnoflora Yucatanense 20: 1-815.

Berlin, B. 1992. Ethnobiological cassification; principles of categorization of plants and animals in traditional societies. Princeton University Press. Princeton, USA. 335 pp.

Calderón, G. 2001a. Euphorbiaceae. In: Calderón, G. y J. Rzedowski (eds.). Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, A.C., y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán, México. pp. 346-369.

Calderón, G. 2001b. Capparaceae. In: Calderón, G. y J. Rzedowski (eds.). Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán, México. pp. 188-190.

Calderón, G. 2001c. Urticaceae. In: Calderón, G. y J. Rzedowski (eds.). Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán, México. pp. 93-98.

Campbell, L. 1997. American Indian languages; the historical linguistics of Native America. Oxford University Press. Nueva York, USA. 514 pp.

Clayton, M. y A. de Ávila. 2009. Catalogue. In: Clayton, M., L. Guerrini y A. de Ávila. Flora: The aztec herbal. The Paper Museum of Cassiano dal Pozzo, Series B: Natural History, Part VIII. The Royal Collection. Londres, UK. pp. 59-229.

de Ávila, A. 1999. El nombre de la yerba; citas y apuntes para acompañar la Dendrología de Fray Juan Caballero. In: Caballero, J. (ed.). Dendrología natural y botanelogía americana, o tractado de los árboles y hierbas de la América. Edición facsimilar del manuscrito de *ca*. 1780. Biblioteca Francisco de Burgoa. Oaxaca, México. pp. 40-79.

de Ávila, A. 2004. La clasificación de la vida en las lenguas de Oaxaca. In: García Mendoza, A. J., M. J. Ordóñez D. y M. A. Briones S. (eds.). Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México; Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza y World Wildlife Fund. México, D.F., México. pp. 481-539.

de Ávila, A. 2011. Quelites, flores y fieras: categorías mesoamericanas de lo vivo. In: Pitrou, P., C. Valverde y J. Neurath (eds.). La noción de vida en Mesoamérica. Instituto de Investigaciones Filológicas, Universidad Nacional Autónoma de México; y Centro de Estudios Mexicanos y Centroamericanos. México, D.F., México. pp. 41-93.

de Ávila, A. 2009. The Codex Cruz-Badianus: directions for future research. In: Clayton, M., L. Guerrini y A. de Ávila. Flora: The aztec herbal. The Paper Museum of Cassiano dal Pozzo, Series B: Natural History, Part VIII. The Royal Collection. Londres, UK. pp. 45-50.

de la Cruz, M. 1964. Libellus de medicinalibus Indorum herbis. Edición facsimilar del original de 1552. Instituto Mexicano del Seguro Social. México, D.F., México. 258 pp.

Díaz, J. L. 1976. Usos de las plantas medicinales de México. Monografías Científicas II. Instituto Mexicano para el Estudio de las Plantas Medicinales, A.C. México, D.F., México. 345 pp.

Dibble, C. E. y A. J. O. Anderson (eds. y trads.). 1963. Florentine Codex, General history of the things of New Spain. Book 11: Earthly things. Reedición de la obra de Bernardino de Sahagún de 1540-1585. Salt Lake City, Utah, y Santa Fe, Nuevo México, USA. 314 pp.

Emmart, E.W. 1940. The Badianus manuscript (Codex Barberini, Latin 241), Vatican Library. An Aztec herbal of 1552. The Johns Hopkins Press. Baltimore, USA. 372 pp.

Espinosa Garduño, J. 2001. Berberidaceae. In: Calderón, G. y J. Rzedowski (eds.). Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán, México. pp. 181-183.

Fernández B., A. M., V. Juárez J. y L. Cortés Z. 2008. Usos de las especies del género *Asclepias* L. (Apocynaceae, Asclepiadoideae), información del herbario nacional de México, MEXU. Polibotánica 25: 155-171.

Fernández Nava, R. 2001. Rhamnaceae. In: Calderón, G. y J. Rzedowski (eds.). Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán, México. pp. 385-391.

Figueroa, M. 2000. Hallazgo de un manuscrito inédito del doctor Francisco Hernández: Materia Medicinal de la Nueva España. Relaciones 21(81): 127-160.

Fowler, C. 1983. Some lexical clues to Uto-Aztecan prehistory. Int. J. Amer. Ling. 49(3): 224-257.

Franco, L. A., G. E. Matiz, J. Calle, R. Pinzón y L. F. Ospina. 2007. Actividad antinflamatoria de extractos y fracciones obtenidas de cálices de *Physalis peruviana* L. Biomédica, 27: 110-115. http://redalyc.uaemex.mx/pdf/843/84312710.pdf. Consultada el 28 de febrero de 2012.

Freedberg, D. 2009. General introduction to the drawings. In: Clayton, M., L. Guerrini y A. de Ávila. Flora: The aztec herbal. The Paper Museum of Cassiano dal Pozzo, Series B: Natural History, Part VIII. The Royal Collection. Londres, UK. pp. 9-19.

Friedrich, P. 1970. Proto-Indo-European trees; the arboreal system of a pre-historic people. University of Chicago Press. Chicago, USA. 204 pp.

Galván V., R. 2001. Melanthiaceae. In: Calderón, G. y J. Rzedowski (eds.). Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán, México. pp. 1211-1214.

García S., F. 2001. *Physalis* L. In: Calderón, G. y J. Rzedowski (eds.). Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán, México. pp. 659-663.

García Pérez, J. 2001. *Senecio* L. In: Calderón, G. y J. Rzedowski (eds.). Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán, México. pp. 933-949.

García Zúñiga, Á. 2001. Labiatae. In: Calderón, G. y J. Rzedowski (eds.). Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán, México. pp. 624-648.

Garibay, Á. M. 1964. Nombres nahuas en el códice de la Cruz-Badiano. Sentido etimológico. In: de la Cruz, M. 1964. Libellus de medicinalibus Indorum herbis. Edición facsimilar del original de 1552. Instituto Mexicano del Seguro Social. México, D.F., México. pp. 359-369.

González Rodrigo, J. 1993. Santa Catarina del Monte: bosques y hongos. Volumen 3 de Colección Tepetlaóstoc. Universidad Iberoamericana. México, D.F., México. 116 pp.

Guerrini, L. 2008. The 'Accademia dei Lincei' and the New World. Max-Planck-Institut für Wissenschaftsgeschichte. Berlín, Alemania. 34 pp. http://www.mpiwg-berlin.mpg.de/Preprints/P348.PDF. Consultada el 23 de febrero de 2012.

Guerrini, L. 2009. The Accademia dei Lincei, the New World and the Libellus de medicinalibus Indorum herbis. In: Clayton, M., L. Guerrini y A. de Ávila. Flora: The aztec herbal. The Paper Museum of Cassiano dal Pozzo, Series B: Natural History, Part VIII. The Royal Collection. Londres, UK. pp. 20-44.

Haskell, F. y H. McBurney. 2009. The paper museum of Cassiano dal Pozzo. In: Clayton, M., L. Guerrini y A. de Ávila. Flora: The aztec herbal. The Paper Museum of Cassiano dal Pozzo, Series B: Natural History, Part VIII. The Royal Collection. Londres, UK. pp. 1-8.

Hill, J. H. 2001. Proto-Uto-Aztecan: a community of cultivators in Central Mexico? Amer. Anthrop. 103(4): 913-934.

Karttunen, F. 1983. An analytical dictionary of Nahuatl. University of Texas Press. Austin, USA. 349 pp.

Kaufman, T. 2001. The history of the Nawa language group from the earliest times to the sixteenth century: some initial results. University of Pittsburgh. Pittsburgh, USA. 34 pp. http://www.albany.edu/pdlma/Nawa.pdf. Consultada el 24 de junio de 2012.

Kumate, J., M. E. Pineda, C. Viesca T., J. Sanfilippo, I. de la Peña, J. Valdés, H. Flores, H. Ochoterena y X. Lozoya. 1992. Estudios actuales sobre el Libellus de medicinalibus Indorum herbis. Secretaría de Salud, Gobierno Federal. México, D.F., México. 202 pp.

Leonti, M., F. Ramírez, O. Sticher y M. Heinrich. 2003. Medicinal flora of the Popoluca, Mexico: a botanical systematical perspective. Economic Bot. 57(2): 218-230.

Linares M., P. E., B. Flores P. y R. A. Bye. 1988. Selección de plantas medicinales de México. Editorial Limusa. México, D.F., México. 125 pp.

Llorente B., J. y S. Ocegueda. 2008. Estado del conocimiento de la biota. In: Sarukhán, J. (coord.). Capital natural de México. Volumen I, Capítulo 11. Conocimiento actual de la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. pp. 283-322.

Mabberley, D. J. 2008. Mabberley's plant book; a portable dictionary of plants, their classification and uses. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 1021 pp.

Martínez, M. 1979. Catálogo de nombres vulgares y científicos de plantas mexicanas. Fondo de Cultura Económica. México, D.F., México. 1248 pp.

Miranda, F. y J. Valdés. 1964. Comentarios botánicos. In: de la Cruz, M. 1964. Libellus de medicinalibus Indorum herbis. Edición facsimilar del original de 1552. Instituto Mexicano del Seguro Social. México, D.F., México. pp. 243-284.

Missouri Botanical Garden. sin fecha. Tropicos (base de datos florísticos). http://www.tropicos.org/NameSearch.aspx. Consultada el 27 de febrero de 2012.

Moerman, D. E. 1991. The medicinal flora of native North America: an analysis. J. Ethnopharmacol 31(1): 1-42.
Moerman, D. E. 1998. Native American ethnobotany. Timber Press. Portland, USA. 927 pp.
Moerman, D. E. 2003. Native American ethnobotany; a database of foods, drugs, dyes and fibers of Native American peoples, derived from plants. University of Michigan. Dearborn, USA. 927 pp. http://herb.umd.umich.edu/herb/search.pl. Consultada el 5 de julio de 2012.
Moerman, D. E., R. W. Pemberton, D. Kiefer y B. Berlin. 1999. A comparative analysis of five medicinal floras. J. Ethnobiol. 19(1): 49-67.
Molina, A. 1571. Vocabulario en lengua castellana y mexicana y mexicana y castellana. Edición facsimilar de 1970. Editorial Porrúa. México, D.F., México. 568 pp.
Navarro, J. 1801. Historia natural o jardín americano. Edición facsimilar de 1992 del manuscrito original. Universidad Nacional Autónoma de México; Instituto Mexicano del Seguro Social; Instituto de Seguridad y Servicios Sociales de los Trabajadores del Estado. México, D.F., México. 314 pp.
Ocampo, M. B., J. M. Ramírez y M. V. Solís. 2008. Evaluación clínica de la *Passiflora incarnata* L. en el tratamiento del estrés. Tlahui-Medic 25. http://www.tlahui.com/medic/medic25/pasiflora_inc.htm. Consultada el 26 de febrero de 2012.
Ramamoorthy, T. P. 2001. *Ruellia* L. In: Calderón, G. y J. Rzedowski (eds.). Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán, México. pp. 717-718.
Ramírez, C. 1991. Plantas de la región náhuatl del centro de Guerrero. Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social. México, D.F., México. 340 pp.
Ramírez, J. y G. V. Alcocer. 1902. Sinonimia vulgar y científica de las plantas mexicanas. Oficina Tipográfica de la Secretaría de Fomento. México, D.F., México. 160 pp.
Reko, B. P. 1947. Nombres botánicos del Manuscrito Badiano. Bol. Soc. Bot. Méx. 5: 23-43.
Rocha, M. J. A., S. F. Fulgencio, A. C. Rabetti, M. Nicolau, A. Poli, C. M. O. Simões y R. M. Ribeiro-do-Valle. 1994. Effects of hydroalcoholic extracts of *Portulaca pilosa* and *Achyrocline satureioides* on urinary sodium and potassium excretion. J. Ethnopharmacol. 43(3): 179-183. http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/037887419490040X. Consultada el 5 de julio de 2012.
Rodríguez Jiménez, C. 2001. Cucurbitaceae. In: Calderón, G. y J. Rzedowski (eds.). Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán, México. pp. 749-757.
Rojas, M. sin fecha. Las plantas medicinales de Xoxocotla; etimología náhuatl y usos en medicina tradicional. Tlahui, Quebec, Canadá. http://www.tlahui.com/libros/fitxo.htm. Consultada el 26 de febrero de 2012.
Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa. México, D.F., México. 504 pp.
Rzedowski, J. 1993. Diversity and origins of the phanerogamic flora of Mexico. In: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). Biological diversity of Mexico; origins and distribution. Oxford University Press. Nueva York, USA. pp. 129-144.

Rzedowski, J. 2001a. *Solanum* L. In: Calderón, G. y J. Rzedowski (eds.). Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán, México. pp. 664-674.

Rzedowski, J. 2001b. Compositae. In: Calderón, G. y J. Rzedowski (eds.). Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán, México. pp. 764-975.

Salatino, A., M. L. Faria S. y G. Negri. 2007. Traditional uses, chemistry and pharmacology of Croton species. J. Braz. Chem. Soc. 18(1). http://dx.doi.org/10.1590/S0103-50532007000100002 http://www.scielo.br/scielo.php?pid=s0103-50532007000100002&script=sci_arttext. Consultada el 4 de julio de 2012. http://www.plosone.org/article/info:doi/10.1371/journal.pone.0022275. Consultada el 24 de abril de 2012.

Saslis-Lagoudakis, C. H., B. B. Klitgaard, F. Forest, L. Francis, V. Savolainen, E. M. Williamson y J. A. Hawkins. 2011. The use of phylogeny to interpret cross-cultural patterns in plant use and guide medicinal plant discovery: an example from *Pterocarpus* (Leguminosae). PLoS ONE, 6(7). http://www.plosone.org/article/info:doi/10.1371/journal.pone.0022275. Consultada el 24 de abril de 2012.

Schmidt, C., M. Fronza, M. Goettert, F. Geller, S. Luik, E. M. M. Flores, C. F. Bittencourt, G. D. Zanetti, B. M. Heinzmann, S. Laufer e I. Merfort. 2009. Biological studies on Brazilian plants used in wound healing. J. Ethnopharmacol. 122(3): 523-532. http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378874109000385. Consultada el 5 de julio de 2012.

Singh Sandhu, N., S. Kaur y D. Chopra. 2010. *Equisetum arvense*: pharmacology and phytochemistry – a review. Asian J. Pharm. Clin. Res. 3(3): 146-150. http://www.ajpcr.com/Vol3Issue3/3.pdf. Consultada el 6 de julio de 2012.

Soares, M. B., D. Brustolim, L. A. Santos, M. C. Bellintani, F. P. Paiva, Y. M. Ribeiro, T. C. Tomassini, R. Ribeiro Dos Santos. 2006. Physalins B, F and G, seco-steroids purified from *Physalis angulata* L., inhibit lymphocyte function and allogeneic transplant rejection. Int. Immunopharm 6(3): 408-414. http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16428076. Consultada el 28 de febrero de 2012.

Stevens, W. D. 2001. Asclepiadaceae. In: Calderón, G. y J. Rzedowski (eds.). Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán, México. pp. 563-576.

Turner, B. L. 2008. Taxonomic status of *Clinopodium macrostemum* (Lamiaceae). Phytologia 90(3): 411-413.

Valdés, J., H. Flores y H. Ochoterena. 1992. La botánica en el Códice de la Cruz. In: Kumate, J., M. E. Pineda, C. Viesca T., J. Sanfilippo, I. de la Peña, J. Valdés, H. Flores, H. Ochoterena y X. Lozoya. 1992. Estudios actuales sobre el Libellus de medicinalibus Indorum herbis. Secretaría de Salud, Gobierno Federal, México, D.F., México. pp. 129-180.

Viesca, C. 1992. El Libellus y su contexto histórico. In: Kumate, J., M. E. Pineda, C. Viesca T., J. Sanfilippo, I. de la Peña, J. Valdés, H. Flores, H. Ochoterena y X. Lozoya. 1992. Estudios actuales sobre el Libellus de medicinalibus Indorum herbis. Secretaría de Salud, Gobierno Federal. México, D.F., México. pp. 49-84.

Viesca, C. y M. Ramos. 2012. Códice de la Cruz-Badiano. La colección de códices de la Biblioteca Nacional de Antropología e Historia. Arqueología Mexicana (Ed. Esp.) 42: 74-77.

Williamson y J. A. Hawkins. 2011. The use of phylogeny to interpret cross-cultural patterns in plant use and guide medicinal plant discovery: an example from *Pterocarpus* (Leguminosae). PLoS ONE 6(7).

Ximénez, F. 1615. Quatro libros de la naturaleza y virtudes de las plantas, Casa de la viuda de Diego López Dávalos, México. Reedición de A. Peñafiel de 1888, Oficina Tipográfica de la Secretaría de Fomento. México, D.F., México. 342 pp.

Recibido en marzo de 2012.

Aceptado en julio de 2012.

NORMAS EDITORIALES E INSTRUCCIONES PARA LOS AUTORES

Acta Botanica Mexicana es una publicación del Instituto de Ecología, A.C. que aparece cuatro veces al año. Da a conocer trabajos originales e inéditos sobre temas botánicos y en particular los relacionados con plantas mexicanas. Todo artículo que se presente para su publicación deberá dirigirse al Comité Editorial de *Acta Botanica Mexicana*, en el entendido de que todos los autores están de acuerdo en su publicación; las contribuciones deberán ser originales e inéditas y no haber sido publicadas ni enviadas simultáneamente a otra revista para su publicación. Los artículos serán evaluados por pares, en principio los árbitros mantendrán su anonimato. Toda contribución deberá ajustarse a las siguientes normas e instrucciones.

NORMAS

Principalmente se publicarán artículos escritos en español, aceptándose cierta proporción de trabajos redactados en inglés, francés o portugués. Todo trabajo recibido por el Comité Editorial merecerá un inmediato acuse de recibo.

El Comité Editorial considerará, en primera instancia, la presentación y el estilo del artículo. Posteriormente será sometido a un sistema de arbitraje por pares. En el referéndum participarán dos científicos especialistas en el tema, cuyas opiniones serán consideradas para la aceptación del trabajo. En caso de divergencia entre los árbitros, el artículo y las opiniones serán presentadas a un tercer revisor. Cuando el trabajo haya sido aceptado, el manuscrito con los dictámenes de los revisores se enviará a los autores para realizar las modificaciones pertinentes. Si la versión corregida no fuera devuelta en los seis meses posteriores a la recepción de la revisión se considerará que el trabajo ha sido retirado para su publicación. La decisión final sobre la aceptación de un trabajo corresponderá al propio Comité Editorial, tomando en cuenta las opiniones de los revisores.

El orden de publicación atenderá a las fechas de recepción y aceptación del trabajo. La fecha de recepción corresponde a la versión que cumple con los requerimientos de presentación y estilo solicitados por la revista. Cuando el trabajo sea aceptado para su publicación, el autor principal será notificado por escrito del número de revista en el que aparecerá y los costos derivados del derecho de página y compra de sobretiros.

No se aceptarán trabajos que, pudiendo integrarse como unidad, sean presentados por separado en forma de pequeñas contribuciones o notas numeradas. Asimismo, no serán aceptadas contribuciones preliminares o inconclusas, que sean factibles de terminar a mediano o corto plazos. Todo trabajo rechazado para su publicación no será aceptado con posterioridad.

INSTRUCCIONES

Enviar el escrito, incluyendo las imágenes y cuadros, en versión electrónica (en formato Word o RTF). La versión impresa puede ser enviada, pero no es indispensable. Las imágenes (ilustraciones en dibujo de línea, fotografías, gráficas y mapas), además deberán enviarse como archivos separados del documento de texto; en su presentación considere el formato de la revista. Los originales eventualmente pueden ser requeridos en cualquier etapa del proceso editorial.

El texto deberá ir a doble espacio, con letra de 12 puntos, en tamaño carta (21.5 x 28 cm), con márgenes de 3 cm, numeradas consecutivamente desde los resúmenes hasta la literatura citada. La carátula incluirá el título en español y en inglés, el nombre completo del autor o autores, créditos institucionales, dirección postal y electrónica. Favor de especificar el autor de contacto. Las leyendas

de las ilustraciones se concentrarán todas en secuencia numérica en una (o varias) hojas por separado. La ubicación aproximada de cada figura deberá señalarse en el texto, anotando el número de figura en el margen izquierdo.

El texto debe incluir un resumen en el idioma en el que está escrito y/o en español, con una extensión proporcional a la del trabajo. Si el artículo está escrito en inglés, francés o portugués, se recomienda un amplio resumen en español.

Los dibujos de línea y las fotografías deberán tener resoluciones mínimas de 600 y 300 dpi respectivamente y guardarse con la extensión .tiff. Las gráficas y mapas generados en programas de análisis estadístico o sistemas de información geográfica, deberán entregarse en los formatos eps o pdf; si se incluyen gráficas en Excel, deberán también presentarse en el mismo formato de este programa. La publicación de imágenes en color implica un costo adicional; se recomienda agruparlas en láminas, evitando su presentación en forma aislada.

Para consignar las referencias bibliográficas en el texto se empleará el estilo Harvard. En el apartado de Literatura Citada las citas se presentarán en orden alfabético, según las primeras letras del apellido del primer autor. Todas las referencias en el texto deberán aparecer en esta sección y viceversa.

Cada componente de una cita, según se trate de un artículo, libro, tesis, etc., se separará con un punto. El orden de dichos componentes es en el caso de artículos: autor(es), año de publicación, título del artículo, nombre abreviado de la revista, volumen y páginas (separando volumen de página con dos puntos); en el de libros: autor(es), año, título, nombre del editor (si existe), número de la edición (si no es la primera), nombre y ubicación de la editorial (Ed.) o de la Institución donde se imprimió la obra y paginación total o específica si sólo se consultó parte de la obra. Para las referencias electrónicas se sigue el patrón básico de un libro, incluyendo la dirección en internet y la fecha de consulta.

Todo trabajo de tipo taxonómico deberá ajustarse a la última edición del Código Internacional de Nomenclatura Botánica.

La contribución deberá estar redactada y escrita correctamente y sin errores. Se sugiere que el borrador del artículo se someta a la lectura de por lo menos dos personas con experiencia en la redacción de trabajos similares. Para cualquier duda referente a la presentación de los escritos consulte la página de la revista: http://www1.inecol.edu.mx/abm

COSTOS DE PUBLICACIÓN Y SOBRETIROS

El Instituto de Ecología no pretende lucrar con la publicación de *Acta Botanica Mexicana*; a través de la solicitud de una contribución institucional para el financiamiento de cada publicación, sólo trata de recuperar una parte de los gastos derivados de dicha actividad.

La cuota por concepto de derecho de página es de $20.00 para México y $ 16.00 u.s.d. para el extranjero, quedando sujeta a cambios posteriores acordes con el aumento de los costos de impresión y relativos. El monto de la contribución se indicará junto con la aceptación definitiva del trabajo, de manera que el autor disponga de tiempo para tramitar esta ayuda.

Se obsequiarán a los autores 25 sobretiros por artículo. Si se desean sobretiros adicionales éstos se cobrarán al costo de impresión de los mismos. Al devolver a los editores las pruebas de plana corregidas, cada autor deberá incluir el importe determinado para la publicación de su trabajo y de los sobretiros extras solicitados.

Enviar correspondencia a: *Acta Botanica Mexicana*. Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío, Apartado postal 386, Ave. Lázaro Cárdenas 253, C.P. 61600 Pátzcuaro, Michoacán. correo electrónico: rosamaria.murillo@inecol.edu.mx

Acta Botanica Mexicana Núm. 100
consta de 500 ejemplares y fue impresa en la
Imprenta Tavera Hermanos, S.A. de C.V.
Av. Lázaro Cárdenas Núm. 3052
Morelia, Mich.
el mes de julio de 2012

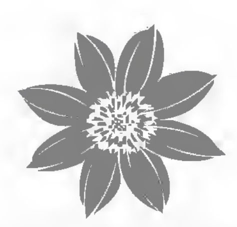


Toda correspondencia referente a suscripción, adquisición de números o canje, debe dirigirse a:

Acta Botanica Mexicana

Instituto de Ecología, A. C.
Centro Regional del Bajío
Apartado postal 386
61600 Pátzcuaro, Michoacán, México
rosamaria.murillo@inecol.edu.mx
Suscripción anual: México $300.00 Extranjero $30.00 U.S.D.

Acta Botanica Mexicana es una publicación trimestral, julio 2012. Editor responsable: Jerzy Rzedowski Rotter. Composición tipográfica: Damián Piña Bedolla. Número de Certificado de Reserva otorgado por el Instituto Nacional del Derecho de Autor: 04-2004-0719192751000-102. Número de Certificado de Licitud de título: 13454. Número de Certificado de Licitud de Contenido: 11027. Domicilio de la publicación: Ave. Lázaro Cárdenas 253, 61600 Pátzcuaro, Michoacán, México. Tel. (434) 3 42 26 98. Imprenta: Imprenta Tavera Hermanos, S.A. de C.V. Ave. Lázaro Cárdenas 3052, Col. Chapultepec Sur, 58260 Morelia, Michoacán, México. Distribuidor: Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío, Ave. Lázaro Cárdenas 253, apdo. postal 386, 61600 Pátzcuaro, Michoacán, México. http://www1.inecol.edu.mx/abm



Acta Botanica Mexicana, Núm. 100 (2012)

CONTENIDO